

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

М.М. Ишмуратова

РОДИОЛА ИРЕМЕЛЬСКАЯ



НА ЮЖНОМ УРАЛЕ

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УФИМСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
БОТАНИЧЕСКИЙ САД-ИНСТИТУТ

М.М. Ишмуратова

РОДИОЛА ИРЕМЕЛЬСКАЯ НА ЮЖНОМ УРАЛЕ



МОСКВА НАУКА 2006

ПРЕДИСЛОВИЕ

Ответственный редактор
доктор биологических наук **А.Р. ИШБИРДИН**

Рецензенты:
доктор биологических наук **В.В. ВОЛОДИН**,
член-корреспондент АН Республики Башкортостан,
доктор биологических наук **Е.В. КУЧЕРОВ**

Ишмуратова М.М.

Родиола иремельская на Южном Урале / М.М. Ишмуратова ; [отв. ред. А.Р. Ишбирдин] ; Ботан. сад-ин-т Уфим.НЦ РАН. – М. : Наука, 2006. – 252 с. – ISBN 5-02-034072-3.

Приведены результаты комплексного исследования уральского эндемика родиолы иремельской. С использованием широкого спектра методов изучены экологические, биологические, биохимические, ценопопуляционные особенности вида. Впервые на основе анализа анатомо-морфологических адаптаций к стрессу описываются онтогенетические тактики и стратегии выживания растения. Рассмотрены вопросы охраны природных популяций и воспроизводства растений в культуре, перспективы использования вида как дополнительного источника лекарственного сырья.

Для ботаников, экологов и специалистов охраны природы.

Темплан 2006-I-117

ISBN 5-02-034072-3

© Ишмуратова М.М., 2006
© Ботанический сад-институт
Уфимского НЦ РАН, 2006
© Редакционно-издательское
оформление. Издательство
“Наука”, 2006

В “Глобальной стратегии по охране растений”, принятой в 2002 г. на VI конференции участников Конвенции о биологическом разнообразии, отмечается, что “глобальная задача сохранения биоразнообразия на разных уровнях организации в последние годы возрастает и является актуальной”. В нашей стране приняты “Национальная стратегия по сохранению биоразнообразия России” [2001], “Стратегия ботанических садов России по сохранению биоразнообразия растений” [2003], основным ядром которых является сохранение редких и исчезающих видов в условиях *ex situ* и *in situ*. Важными задачами этих программ являются

- разработка единых методик работы с редкими и исчезающими видами растений при проведении популяционных исследований, интродукции и культивировании *in vitro*;

- формирование единого банка данных;
- инвентаризация редких видов и разработка системы критериев для их выявления и определения уровня их охраны;
- изучение биологических особенностей редких видов и механизмов действия на них лимитирующих факторов;
- разработка биологических принципов и способов сохранения редких видов;
- организация мониторинга.

Только такой комплексный подход, основанный на изучении биологии редкого вида на организменном, популяционном и экосистемном уровнях, может стать основой объективной оценки его состояния и организации действенной охраны.

В последние годы возрос интерес к представителям сем. *Crassulaceae*, к роду *Rhodiola* в частности, не только как к редким видам, но и как к перспективным источникам адаптогенных, стимулирующих и антиоксидантных веществ. В качестве дополнительных источников сырья “золотого корня” рассматривают возможность использования близкородственных родиоле розовой и близких по химическому составу видов.

Все это и определило цель данного исследования – всестороннее изучение *Rhodiola iremelica* Boriss. (родиолы иремельской) – эндемика Среднего и Южного Урала, редкого и исчезающего вида, включенного в “Красную книгу Республики Башкортостан” [2001] с категорией редкости I. В связи с этим были поставлены

следующие задачи: 1) с привлечением комплекса методов оценить уровень таксономической обособленности *Rhodiola iremeli-sa*; 2) изучить распространение, экологическую и фитоценотическую приуроченность вида; 3) оценить ценопопуляционные характеристики, включающие возрастной и половой составы, численность, плотность, семенную продуктивность, антэкологию и жизненность ценопопуляций; 4) выявить анатомо-морфологические особенности растений различных ценопопуляций; 5) изучить химический состав растения и определяемые им особенности биологии развития; 6) выявить особенности адаптационных процессов в ценопопуляциях на основе познания онтогенетических тактик и эколого-фитоценологических стратегий вида; 7) оценить возможность интродукции вида в условия Башкирского Предуралья; 8) разработать лабораторный способ клонального микроразмножения вида; 9) провести первичную химическую и фармакологическую оценку сырья дикорастущих растений и растений-регенерантов, полученных методом культуры тканей; 10) разработать систему оценки состояния популяций редких и исчезающих видов.

История моего знакомства с родиолой иремельской началась давно, когда я была еще студенткой. Только-только вышло в свет первое издание “Красной книги Башкирской АССР” [1984], и мы, группа студентов биологического факультета Башкирского государственного университета, решили во что бы то ни стало попасть на гору Иремель и посмотреть на это растение. Стоял теплый сентябрь, и мы отправились за “золотым корнем”. В горах уже лежал снег, и все наши попытки найти родиолу были безуспешными. Неудачный поход через какое-то время забылся. Но судьбе все-таки было угодно связать меня надолго с этим видом. В тот период времени я даже и предположить не могла, что почти через 10 лет я защищу кандидатскую, а через 20 – докторскую диссертацию, посвященные изучению родиолы иремельской.

Эта работа состоялась благодаря доктору биологических наук И.Ф. Сацыперовой. Она стала моим научным руководителем и научным консультантом, вдохновителем и большим другом. Пользуясь возможностью, хочу выразить ей искреннюю благодарность.

Выражаю благодарность многим коллегам, помощь которых была значимой на разных этапах выполнения работы – от момента сбора растительного материала до написания рукописи. В первую очередь я благодарна профессорам В.А. Куркину и Г.Г. Запесочной за неоценимую помощь в определении биологически активных веществ, профессору Г.Р. Кудояровой и А.Р. Му-

стафиной, оказавшим содействие в определении фитогормонов, профессору А.Я. Герчикову и доценту Г.Г. Гарифуллиной за сотрудничество и определение антиоксидантной активности экстрактов. Искренне признательна профессору Н.В. Старовой, без содействия которой невозможны были бы экспедиции на Горный Алтай.

Огромная благодарность за внимание к моей работе, обсуждение материалов, ценные замечания и советы доктору биологических наук В.В. Володину, доктору биологических наук Е.В. Кучерову, доктору биологических наук С.В. Дегтевой, доктору биологических наук Н.А. Некратовой, доктору биологических наук А.Р. Ишбирдину, доктору биологических наук С.А. Овеснову, доктору биологических наук В.П. Путенихину, кандидату биологических наук И.А. Паутовой, кандидату биологических наук И.И. Полетаевой. Выражаю благодарность за сотрудничество кандидату биологических наук Д.И. Касимовой, кандидату биологических наук Р.М. Башировой, кандидату биологических наук А.А. Мулдашеву, Т.А. Лихонос. Выражаю благодарность директору Башкирского территориального управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, кандидату географических наук В.В. Лапикову и начальнику гидрометеорологического центра г. Уфы Ю.И. Ферапонтову за предоставленные материалы по климату. Выражаю огромную признательность Р.Ю. Бикчентаеву, оказавшему неоценимую помощь в оформлении работы фотографиями, и Д.Р. Давлетшиной за подготовку рукописи к печати. Не могу не вспомнить с благодарностью Г.В. Жданова и Б.М. Башунова – проводников в алтайских экспедициях, а также сотрудников и студентов Сибайского института Башкирского государственного университета (СИ БГУ), оказавших помощь в сборе растительного материала на Южном Урале.

Я благодарна всем сотрудникам лаборатории биотехнологии растений Ботанического сада-института Уфимского научного центра (УНЦ) РАН, Института биологии УНЦ РАН, кафедры физиологии растений, кафедры физиологии человека и животных, кафедры химической кинетики Башгосуниверситета, кафедры ботаники СИ БГУ за помощь, участие и поддержку.

Локализация ценопопуляций *R. iremelica* на Южном Урале

Номер цено-популяции	Местоположение	Высота над уровнем моря, м	Экотоп
1	Гора Большой Иремель	1575	Горная тундра
2	Гора Большой Иремель (ручей Тыгын)	1100–1200	Приручьевые валуны
3	Хребет Крыкты (гора Караташ)	1110	Скалы
4	То же	1000–1100	Горная степь
5	Хребет Урал-тау (гора Рясток-таш)	900–1000	Скалы
6	Хребет Урал-тау (гора Курташтау)	950–1000	Террасированные скалы
7	То же	900–1000	Горный лес
8	"	Около 1000	Горная степь
9	Хребет Куркак (гора Куркак)	950–1000	Скалы
10	Хребет Крыкты (гора Ямгырсы)	930	Горная степь
11	Хребет Урал-тау (гора Арвяк-Рязь)	Около 850–900	Террасированные скалы
12	Гора Малый Иремель	1400	Каменистые россыпи среди подгольцовых криофильных высоко-травий
13	Хребет Зигальга (гора Поперечная)	Около 1500	Каменистые россыпи среди подгольцовых криофильных высоко-травий

Глава 1

ОБЪЕКТЫ, ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ, ТЕРМИНОЛОГИЯ

1.1. Объекты исследования, характеристики исследованных ценопопуляций

Объектами исследования являлись растения и ценопопуляции *Rhodiola iremelica* Boriss. Для сравнительных исследований были изучены также растения и ценопопуляции *Rhodiola rosea* L. (названия всех видов даны по С.К. Черепанову [1995]).

Исследования проведены в периоды с 1989 по 1998 г. в лаборатории биотехнологии растений Ботанического сада-института УНЦ РАН, с 1990 по 1995 г. в группе пищевых, кормовых и лекарственных растений Ботанического института им. В.Л. Комарова (БИН) РАН, с 1998 по 2003 г. на кафедре ботаники СИ БГУ.

Растительный материал собирали в 1989–2002 гг. в естественных местах обитания в районах Южного Урала и Горного Алтая в период цветения и плодоношения растений с июня по август.

На территориях Учалинского, Белорецкого, Абзелиловского районов Республики Башкортостан с 1989 по 1993 и с 1999 по 2002 г. нами исследовано 13 ценопопуляций *R. iremelica*, положение которых представлено в табл. 1.

Места сбора *R. rosea* представлены в табл. 2. Всего в 1991–1993 гг. было исследовано 14 ценопопуляций этого вида.

1.2. Физико-географические условия районов исследования

Исследования *R. iremelica* проведены на территории Южного Урала в пределах Республики Башкортостан. Территория республики расположена от 51°31' до 56°34' с.ш. и от 53°10' до 59°59' в. д. Природно-климатические условия республики отличаются большим разнообразием [Тахаев, 1959; Гареев, 2001], определяемым как географическим положением территории, так и особенностями рельефа – меридионально вытянутыми хребтами Южного Урала.

Таблица 2

Локализация ценопопуляций *R. rosea* в Горном Алтае

Номер цено-популяции	Местоположение	Высота над уровнем моря, м
1	Хребет Коргонский, р. Березовка	1600
2	То же	2000
3	Хребет Коргонский, истоки р. Березовки	2350
4	Хребет Катунский, оз. Мультиинское	1500
5	То же	2150
6	"	2500
7	Хребет Катунский, устье р. Суетка	1500
8	Хребет Катунский, верховье р. Катунь, устье р. Кураган	1570
9	Хребет Катунский, левый берег верховья р. Катунь, впадение притока Капчал	1800
10	Хребет Башчелакский, р. Каракол	1600
11	Хребет Башчелакский, истоки р. Каракол	1950
12	Хребет Иолгор	1900
13	То же	2250
14	Хребет Северо-Чуйский, левый приток р. Маашей	2400

Рельеф территории республики сложен и разнообразен как по форме, так и по происхождению, сильно расчленен. Выделяют три крупные геоморфологические области, характеризующиеся субмеридиональным простираем: Южное Предуралье, Южный Урал и Южное Зауралье [Рождественский и др., 1974].

Южный Урал расположен в восточной половине Республики Башкортостан, вытянут с севера на юг и разделяет южные части Русской равнины и Западно-Сибирской низменности. Скалистые хребты и гряды Южного Урала разделены между собой обширными понижениями, продольными и поперечными долинами. В географической структуре Южного Урала выделяют хребет Урал-Тау, Восточную зону Западного склона, Крайнюю зону Западного склона, Зилаирское плато и Восточный склон. Хребет Урал-Тау вытянут непрерывной грядой по всему Южному Уралу, абсолютные его высоты превышают 1000 м над ур. моря. Наиболее крупные хребты Восточной зоны Западного склона – Ямантау (1640 м

над ур. моря), Иремель (1582 м над ур. моря), Зигальга (1426 м над ур. моря), Уварся (1392 м над ур. моря), Нары (1320 м над ур. моря), Бахты (1315 м над ур. моря), Машак (1308 м над ур. моря) и др.

Климатические условия территории Башкортостана формируются в зависимости от ее географического положения в умеренном климатическом поясе и внутри Евразийского материка вдали от океанов. Климат отличается континентальностью и характеризуется продолжительной суровой зимой, теплым, иногда жарким летом, большой амплитудой колебания температуры воздуха в годовом ходе. Среднегодовая температура воздуха составляет 2,5–2,8°, в горных районах – до 0,6°. Сумма средних суточных положительных температур выше 10° (период активной вегетации растений) по республике изменяется от 1660° до 2350°, в горах – 1500–1600°. Средняя температура июля в горных районах составляет 14–15°. Отмечается, что на каждые 100 м высоты в горах температура понижается на 0,7° [Справочник ..., 1975]. Средняя продолжительность безморозного периода составляет 80–130 дней, в горных и северных районах – 50–80 дней. Среднегодовое количество осадков в регионе изменяется от 220 до 600 мм. Наибольшее количество (700–900 мм) выпадает в горной области Урала и в предгорьях Западного склона [Гареев, 2001].

Основной почвенный фон горно-лесной зоны Южного Урала представлен горно-лесными серыми почвами. Распространены органо-генно-щебнистые почвы, горные черноземы, горно-лесные бурые, горно-лесные дерново-карбонатные, горно-тундровые и горно-луговые. В условиях повышенного увлажнения и холодного режима высоких Южно-уральских хребтов и их склонов широкое распространение получили примитивные органо-генно-щебнистые почвы [Мукатанов, 1992; Хазиев и др., 1995].

Самой северной и высокой точкой в наших исследованиях является горный массив Иремель, где ценопопуляции *R. iremelica* представлены типичными растениями, поэтому даем этому району более подробную характеристику.

Горный массив Иремель, включающий вершины Большого и Малого Иремеля, расположен в восточной части республики Башкортостан.

Иремель включен в систему центральных наиболее возвышенных хребтов Южного Урала, лежащих западнее осевого хребта Южного Урала – Урал-Тау и отделяющихся от него долиной р. Агидель. Иремель своими северо-восточными отрогами на высоте около 1100 м соединяется седловиной с хребтом Аваляк, а к юго-западу расходится с ним, отделяясь Тыгынским болотом и долиной р. Тыгын. Долиной р. Юрюзани, протекающей к западу от

**Некоторые показатели водно-температурного режима
1992–1995 гг. (Уфа)**

Показатель	Месяц	1992 г.	1993 г.	1995 г.
Среднемесячная температура, °С	Январь	–9,5	–8,4	Нет данных
	Февраль	–11,4	–15,4	–5,5
	Март	–5,3	–8,0	–1,3
	Апрель	5,7	4,2	11,9
	Май	11,9	12,2	15,0
	Июнь	15,5	17,1	19,5
	Июль	16,9	19,4	19,7
	Август	15,2	16,4	17,5
	Сентябрь	12,4	7,3	11,6
	Октябрь	3,2	4,0	5,3
	Ноябрь	–2,8	–13,3	–2,2
	Декабрь	–10,9	–10,2	–13,8
Среднемесячные осадки, мм	Январь	64,0	81,0	Нет данных
	Февраль	28,0	34,0	18,0
	Март	32,0	7,0	9,3
	Апрель	28,0	23,0	6,1
	Май	50,0	27,0	12,1
	Июнь	26,0	133,0	12,9
	Июль	50,0	104,0	20,8
	Август	72,0	83,0	24,1
	Сентябрь	5,0	72,0	3,9
	Октябрь	78,0	48,0	19,5
	Ноябрь	46,0	13,0	13,3
	Декабрь	20,0	33,0	29,3

хребта Бахты, Ирмельская горная группа отделяется от хребта Зигальга. Самая высокая вершина Ирмеля, имеющая высоту 1582 м, носит название Кабан (башкирское название, означающее стол). На северо-востоке от Кабана Большой Ирмель через седловину, протяженностью около 3 км, соединяется с Малым Ирмелем. Малый Ирмель к северу и западу обрывается крутыми склонами, сложенными каменными валунами [Цветаев, 1960].

Ирмель-Аваляк-Уралтауский гидрологический узел является одним из наиболее значительных на территории Южного Урала. На террасах склонов горного массива (800–900 м над ур. моря) берут начало многочисленные ручьи и малые реки, являющиеся притоками основных водных артерий Южного Урала (Агидель, Юрюзань, Миасс, Ай и др.). Благодаря широкому развитию открытых и слабо задернованных поверхностей, сложенных каменными россыпями, Ирмель аккумулирует атмосферные воды и конденсирует воздушные пары и, переводя большую часть их в подземное состояние, сохраняет от быстрого испарения.

Горный массив Ирмель расположен в наиболее увлажненной и холодной зоне Южного Урала. На его территории за год выпадает более 800 мм осадков. Безморозный период в районе Ирмеля сокращается до 40–50 дней, что обусловлено инверсией температур. Для Ирмеля характерна большая суточная амплитуда температур – до 20° и больше.

В распространении почв горного массива Ирмель прослеживается вертикальная поясность. В гольцовом и подгольцовом поясе распространены горно-тундровые, горно-луговые субальпийские и органогенно-щебнистые почвы, представляющие вертикальные почвенные зоны. Эти почвы ниже сменяются горно-лесными бурыми и горно-лесными серыми почвами. Горно-тундровые и органогенно-щебнистые почвы, к которым приурочены сообщества с *R. iremelica*, характеризуются значительным количеством валового и легкогидролизующего азота, фосфора и калия, в меньшей степени кальция и магния [Котов, 1947; Почвы Башкирии, 1973; Мукатанов, 1982; Шарафутдинов, 1983].

В Горном Алтае оптимальные местообитания *R. rosea* – умеренно холодные с обильным проточным увлажнением. Климат на большей части ареала *R. rosea* в пределах высот 1200–2600 м над ур. моря резко континентальный, с большими амплитудами суточных и годовых температур, с высокими максимумами летом и низкими температурами зимой. Среднегодовое количество осадков иногда достигает 1000 мм, а среднегодовая температура колеблется в пределах –3,7–5,8°. Годовая амплитуда колебаний температуры составляет 60° (от 20° летом до –40° зимой). Теплый период без

снега и резких похолоданий едва превышает 1,5 мес [Почвы Горно-Алтайской..., 1973; Нухимовский, 1974; Саратиков, Краснов, 1987; Некратова и др., 1991, 1992, 2004; Ким, 1999].

Климатические условия района интродукции *R. iremelica* и *R. rosea* в Предуралье Башкортостана (г. Уфа) значительно мягче, чем условия естественного произрастания обоих видов. Высота над уровнем моря 150 м. Почвы на территории Ботанического сада-института светло-серые лесные, по всему профилю доминирует кальций. Город Уфа расположен в зоне умеренно теплого полусухого климата, где годовая сумма осадков 400–500 мм. В зоне отчетливо проявляются периодические засухи [Почвы Башкирии, 1973; Хазиев и др., 1995]. Некоторые показатели водно-температурного режима вегетации сезонов 1992–1995 гг. представлены в табл. 3.

1.3. Материалы и методы исследования, терминология

В исследованиях использованы следующие методы: популяционный, фитоценотический, онтогенетический, анатомо-морфологический, кариологический, химические, культуры тканей, иммуоферментный, интродукционный, фармакологический и статистический.

1.3.1. Онтогенетический и интродукционный методы

Опыты по интродукции *R. iremelica* и *R. rosea* проводили в условиях Башкирского Предуралья на территории Ботанического сада-института УНЦ РАН с 1992 по 1998 г. Оба изучаемых вида – многолетние травянистые растения. Для наблюдения за их развитием были заложены участки по 5 и 10 м² на территории Ботанического сада.

Посев семян в грунт проведен в конце сентября 1992 г. Посев проводили вручную с глубиной заделки не более 1 см. Для удобства перед посевом семена смешивали с песком в соотношении 1:3.

Способ посева рядовой с междурядьями 20 см. Посевы прореживали, оставляя между растениями 10–15 см. Каждый год на протяжении всего вегетационного периода осуществляли прополку и рыхление почвы.

Для оценки качества семян использовали методики, приведенные в работе М.К. Фирсовой [1955]. Всхожесть (лабораторную и грунтовую) семян определяли в 3-кратной повторности (по 100 шт. семян в каждой повторности). Для нарушения покоя семян использовали холодную стратификацию при низкой положительной температуре 4–5° в течение 21 дня и экзогенную обработку семян гибберелловой кислотой (ГК₃) в концентрации 1 мг/л и 6-бензиламинопурином (БАП) в концентрации 1 мг/л в течение 3 дней.

При выделении возрастных состояний и изучении особенностей онтогенеза использовали методические разработки Т.А. Работнова [1950], И.Г. Серебрякова [1952], А.А. Уранова [1960], а также методические указания И.Ф. Сацыперовой и А.М. Рабиновича [1990], “Рекомендации по изучению онтогенеза интродуцированных растений в ботанических садах СССР” [1990], а также методики М.М. Ишмуратовой и И.Ф. Сацыперовой [1998]. Описание проростков проводили по методике, предложенной Н.И. Иосебидзе [1981].

При определении окраски листьев растений использована шкала цветов А.С. Бондарцева [1954].

При описании морфологических особенностей растений использована терминология, предложенная авторами следующих изданий: “Атлас по описательной морфологии высших растений” [Федоров, Артюшенко, 1975, 1979; Федоров и др., 1956, 1962], “Экологическая морфология...” [Нухимовский, 1974] и “Биоморфология растений: иллюстрированный словарь” [Жмылев и др., 2002].

Фенологические наблюдения проводили по методике И.Н. Бейдеман [1960]. Обработку фенологических дат осуществляли согласно рекомендациям Г.Н. Зайцева [1984]. Фазу бутонизации выделяли с момента появления соцветий при растрескивании почечных чешуй почек на корневище.

Морфофизиологические особенности прохождения этапов органогенеза изучали в соответствии с методическими рекомендациями Ф.М. Куперман [1973].

При антропоэкологических исследованиях использовали методику и положения, изложенные в работах А.И. Пономарева [1960], В.Г. Беспаловой и И.В. Борисовой [1963]. Описание типа цветков проводили согласно терминологии М.А. Розановой [1935] и В.А. Крупнова [1969, 1973].

Определение сырьевой продуктивности подземных органов интродуцированных растений проводили в конце каждого вегетационного периода.

1.3.2. Анатомо-морфологический метод

При сравнительном исследовании *R. rosea* и *R. iremelica* в онтогенезе, учитывали форму семядолей и первых листьев, верхушки и основания семядолей и первых листьев, отношение длины пластинки к длине черешка у семядолей и первых листьев.

В природе и при интродукционных исследованиях учитывали 60 метрических и аллометрических, количественных и качественных анатомо-морфологических признаков растений, находящихся в генеративном состоянии. Объем выборки исследуемых особей генеративного состояния составил от 29 до 108. Число морфометрических параметров ограничивалось необходимостью прижизненного учета редкого растения.

Исследованы следующие 14 количественных и качественных морфологических признаков: длина побега (см); общее число побегов (шт.); общее число листьев на побеге (шт.); длина листьев

верхней формации (мм); параметры листьев срединной формации – длина (мм), ширина (мм), площадь (кв. см), индекс (отношение длины к ширине); длина листьев нижней формации (мм); параметры соцветия – высота (мм), диаметр (мм), средняя длина междоузлия (см) – отношение длины побега к числу метамеров; зубчатость края пластинки листа срединной формации и форма листа.

При определении анатомо-морфологических особенностей пластинки листа отбирали неповрежденный лист в средней части репродуктивного побега. В каждой ценопопуляции отбирали по 30 модельных листьев с 30 растений. В малочисленных популяциях отбирали листья со всех генеративных особей.

При проведении морфологических исследований репродуктивной сферы изучено 13 метрических и аллометрических признаков, перечисленных в гл. 1.3.7.

Обмеры вегетативных и генеративных органов проводили с использованием сантиметровой линейки и мерной лупы ($\times 10$) (ГОСТ 8309-57).

При изучении анатомии листа на парадермальных препаратах исследованы следующие метрические и аллометрические, количественные и качественные признаки верхней и нижней эпидермы: число эпидермальных клеток и устьиц на 1 мм^2 (шт.); длина (мкм), ширина (мкм) и индекс эпидермальных клеток как отношение длины клетки к ширине; длина (мкм), ширина (мкм) и индекс замыкающих клеток устьица как отношение длины замыкающих клеток устьица к ширине; устьичный показатель как отношение числа устьиц к сумме эпидермальных и устьичных клеток (%); форма эпидермальных клеток; ориентация устьичной щели; тип устьичных комплексов. Изучали также тип структуры мезофилла, включающего число слоев эпидермы, характеристику клеток и число слоев столбчатой паренхимы, характеристику клеток и число слоев губчатой паренхимы; тип листа.

Морфологические типы устьичных комплексов даны по М.А. Барановой [1985]. К гемипарацитному комплексу были отнесены устьичные аппараты “с одной побочной клеткой, параллельной длинной оси щели, побочная клетка длиннее или короче, чем замыкающие клетки”. К анамоцитному типу были отнесены все остальные устьичные аппараты, “устьица которых окружены ограниченным числом клеток, не отличающихся размерами или формой от остальных клеток эпидермы”.

Листья, собранные с растений в естественных местах обитания, предварительно фиксировали в растворе ФУС, состоящем из 50%-ного раствора этилового спирта, ледяной уксусной кислоты, 40%-ного раствора формальдегида в соотношении 90:5:5 мл.

Гистологические препараты изготавливали общепринятыми методами [Паушева, 1970; Фурст, 1979; Барыкина и др., 2000]. Поперечный срез проводили с помощью опасной бритвы в средней части листа.

Исследования препаратов и все измерения осуществляли при помощи микроскопа МБР-1 (объектив $8 \times 0,20$, окуляр К-15, микрометр МОВ-1-16). Число клеток и устьиц подсчитывали в поле зрения ($1,47 \text{ мм}^2$) с пересчетом на 1 мм^2 . Все клетки, входящие в поле зрения наполовину, подсчитывали и делили на 2, затем прибавляли к общему числу. Эпидермальные клетки и устьица зарисовывали при помощи рисовального аппарата. Измерения проведены в 5 кратной повторности с подсчетом средней арифметической величины, ее ошибки и коэффициента вариации.

Структуру изменчивости анатомических и морфологических признаков листа определяли в соответствии с имеющимися методиками [Ростова, 2002].

1.3.3. Кариологический метод

Для определения кариотипа растений использовали меристематические ткани кончика корня и основания листа. Объекты обрабатывали 0,1%-ным раствором колхицина в течение 9–10 ч. Окрашивали 1%-ным раствором ацетогемотоксилина (24 ч). Для анализа использован метод давленных препаратов [Паушева, 1970].

1.3.4. Метод клонального микроразмножения в условиях *in vitro*

При разработке метода клонального микроразмножения растений мы за основу взяли этапы размножения, предложенные Н.В. Катаевой и В.А. Аветисовым [1981]: 1-й – эксплантирование исходной ткани растений, 2-й – собственно микроразмножение, 3-й – укоренение размноженных побегов, 4-й – подготовка растений-регенерантов к высадке в почвенный субстрат.

Нами были введены еще два этапа: наблюдение за развитием растений-регенерантов в условиях открытого грунта, включая изучение особенностей онтогенеза и фенологии, а также первичные химические и фармакологические исследования сырья растений-регенерантов [Ишмуратова, 1996, 19986].

Работу в асептических условиях, приготовление и стерилизацию питательных сред проводили согласно имеющимся в литера-

туре рекомендации [Бутенко, 1964; Калинин и др., 1980; Методы..., 1988; Биотехнология..., 1989].

В работе использована общепринятая терминология [Бутенко, 1964; Калинин и др., 1980; Батыгина, 1987; Методы..., 1988; Биотехнология..., 1989].

Выбор эксплантов проводили в соответствии с оригинальной методикой, разработанной для многолетних травянистых растений [Ишмуратова, 1998а, в]. Эксплантами являлись почки смешанного типа и семена. Верхушечные части растущих побегов (корневища длиной 2–3 см) средневозрастных генеративных растений и семена отмывали в слабом мыльном растворе в течение 20 мин и прополаскивали в проточной воде. В качестве дезинфицирующих (стерилизующих) растворов использовали 3%-ный раствор перекиси водорода, 0,1%-ный водный раствор этанолртутихлорида (диацид) и 70%-ный этанол. Стерилизацию проводили путем погружения объектов на время от 1 до 10 мин в перечисленные выше растворы с последующим трехкратным промыванием в стерильной дистиллированной воде в течение 45 мин. В асептических условиях под бинокулярной лупой МБС-10 удаляли почечные чешуи и отделяли экспланты.

В работе использовали питательные среды, приготовленные по прописи Мурасиге и Скуга (МС) [Murashige, Skoog, 1962], Литвейя и др. (ЛМ) [Litvay et al., 1981], Уайта [White, 1943].

Содержание агара в питательной среде составляло 0–0,7%, рН питательной среды – 5,6–5,8.

Для инициации морфогенетических процессов в качестве регуляторов роста использовали 6-бензиламинопурин (БАП) в концентрации 0,1–1,0 мг/л; индоллил-3-уксусную кислоту (ИУК) в концентрации 0,05–0,5 мг/л; кинетин в концентрации 1,0 мг/л; 2,4-дихлорфеноксиуксусную кислоту (2,4-Д) в концентрации 0–2,0 мг/л; α -нафтилуксусную кислоту (НУК) в концентрации 0–0,5 мг/л.

Растения культивировали в биологических пробирках и колбах объемом 50–100 мл, при люминесцентном освещении в 10 000 лк, 16-часовом фотопериоде, 26° и относительной влажности воздуха 70%.

Семена высевали на безгормональные питательные среды. Растения, выращенные из семян, находящиеся в имматурном возрастном состоянии, помещали на питательные среды мультипликации побегов. Почки смешанного типа после стерилизации высаживали непосредственно на питательную среду мультипликации побегов.

Для клонального микроразмножения использовали ассимиляционные (надземные) и ростовые (корневища, подземные) побеги.

В условиях *in vitro* на прегенеративных растениях и почках смешанного типа образовывалось по 4–7 ассимилирующих побегов длиной 4–5 см. Ассимилирующие побеги делили на сегменты, содержащие 1–2 ассимилирующих листа. Сегменты ассимилирующих побегов на питательной среде мультипликации в пазухах ассимилирующих листьев формировали множественные ассимилирующие побеги. Ассимилирующие листья и побеги укореняли.

Для индукции каллуса использовали почки смешанного типа, семядоли, черешки первых листьев, ассимилирующие листья. Образовавшийся каллус отделяли и пересаживали на питательную среду мультипликации побегов. Образовавшиеся побеги укореняли.

В экспериментах по исследованию влияния экстрактов *R. rosea* на морфогенетические процессы *R. rosea* и *R. iredelia* растения, выросшие *in vitro* и находящиеся в имматурном состоянии, высаживали на питательные среды, содержащие 5%- и 10%-ные водные вытяжки корневищ *R. rosea*. В качестве контроля использовали безгормональную питательную среду МС. Характеристика эксплантов перед посадкой на питательные среды: 1 растущий побег (корневище), корни отсутствуют, 1–2 ассимилирующих (ортотропных) побега, средняя длина ассимилирующих побегов – $1,4 \pm 0,1$ см.

Анализ состояния эксплантов проводили через месяц культивирования – определяли число и длину надземных побегов, длину корней каждого растения, число растущих побегов (коэффициент мультипликации корневища).

Растения-регенеранты пересаживали в стаканчики, содержащие почвенный субстрат, и помещали в климатокамеры с высокой влажностью воздуха (85–90%), где регенеранты проходили акклиматизацию. В опыте использовано пять вариантов почвенных субстратов: 1) вермикулит; 2) дерновая почва–песок, в соотношении 1:1; 3) торф–песок, в соотношении 1:1; 4) дерновая почва–торф–песок, в соотношении 1:1:1; 5) дерновая почва–перегной–вермикулит, в соотношении 1:1:1.

Адаптированные к почвенному субстрату растения-регенеранты через месяц выращивания пересаживали в открытый грунт.

Для получения водных экстрактов *R. rosea* и добавления их в питательную среду культивирования использовали верхушки подземных побегов (корневищ) длиной 1,5–2 см с развернувши-

мися почками надземных побегов. Точную навеску образца (из расчета 50 или 100 г на 1 л питательной среды) растирали в ступке в небольшом объеме воды, отфильтровывали и добавляли в питательные среды. Растительный материал для экстракции изолировали с живых растений в апреле–мае, поскольку в этот период в почках наблюдали высокое содержание эндогенных цитокининов и ауксинов [Ишмуратова, 1996, 1998а].

Повторность всех опытов трехкратная. В каждом варианте опытов использовали по 20–25 эксплантов. Во всех вариантах опытов *in vitro* наблюдения за растениями вели два раза в месяц. При этом определяли число и размеры ассимилирующих побегов, размеры корневища. После высадки растений-регенерантов в открытый грунт в течение 3 лет определяли сроки вхождения растений в виргинильное и генеративное состояния, массу подземных органов в конце каждого вегетационного периода.

1.3.5. Иммуноферментный метод

Определение содержания свободных эндогенных гормонов – цитокининов, ауксинов и абсцизовой кислоты (АБК) – проводили по методикам Г.Р. Кудояровой и др. [1986, 1989] в лаборатории физиологии растений Института биологии УНЦ РАН под руководством Г.Р. Кудояровой. Определение содержания фитогормонов проводили от момента закладки меристематического буторка до отмирания дициклического генеративного побега. Растительные объекты (почки, верхушки побегов) фиксировали в жидком азоте один раз в месяц в течение года (с июля по июль) в одни и те же сроки с фиксацией материала для изучения внутри- и внепочечного развития дициклического побега. Материал (1 г) экстрагировали 80%-ным этиловым спиртом в течение 16 ч при 0°. После упаривания отфильтрованного или отцентрифугированного спиртового экстракта до водного остатка проводили экстракцию эфиром. Оптическую активность растворов определяли на микрофотометре Uniskan 11. Иммуноферментный анализ проводили в лунках полистиролового планшета фирмы “Linbro”.

1.3.6. Химические методы

Сырье (корневища и корни) многолетних дикорастущих особей *R. rosea* и *R. iremelica*, трехлетних интродуцированных особей и растений-регенерантов *R. rosea* и *R. iremelica* использовали для анализа химического состава.

Анализ химического состава сырья проводили с помощью компьютеризированной инфракрасной аналитической системы PSCO/ISI IBM-PC 4250. В ходе анализа определяли содержание протеина, клетчатки, зольных элементов, фосфат-ионов, кальция.

Определение биологически активных веществ (флаволигнанов, фенилпропаноидов, фенилэтаноидов, фенилкарбоновых кислот, монотерпенов, стерин) проводили в группе природных соединений НПО ВИЛАР под руководством Г.Г. Запесочной и в Самарском медицинском институте под руководством В.А. Куркина. Измельченные воздушно-сухие корневища исчерпывающе экстрагировали метанолом на водяной бане при температуре 65–70° с обратным холодильником. Метанольные экстракты фильтровали и упаривали под вакуумом при температуре 45–65° до густого остатка (20 мл), который смешивали с 4 г полиамида “Woelm”, высушивали и вносили в колонку (20 × 2 см), заполненную полиамидом в виде взвеси в хлороформе. Вещества элюировали хлороформом, а затем смесью хлороформ–метанол в соотношении 99:1, 97:3, 95:5, 90:10, 80:20, 50:50.

Упаренные элюаты рехроматографировали на колонке силикагеля Л 40/100 и Л 100/250 с использованием смеси хлороформ–этанол (100:0 80:20). Окончательную чистку части соединений осуществляли перекристаллизацией из соответствующих растворителей, а других частей – рехроматографией на сефадексе LH-20 (хлороформ-метанол в различных соотношениях) или на силикагеле (хлороформ-этиловый спирт), или на полиамиде (вода-этанол) с последующей перекристаллизацией. Для идентификации выделенных веществ использованы данные УФ-, ЯМР-, масс-спектров, а также результаты химических превращений и непосредственные сравнения с достоверно известными образцами веществ.

Для определения суммы фенольных соединений в экстрактах *R. rosea* и *R. iremelica* использовали метод анализа исследуемых соединений в УФ и видимой области спектров, основанный на измерении оптической плотности при определенной длине волны в максимумах поглощения растворов анализируемых веществ [Большаков и др., 1968]. УФ-спектры снимали на приборе SPEKOR в области длин волн 245–650 нм.

Определение антиоксидантной активности проводили в лаборатории химической кинетики Башгосуниверситета под руководством А.Я. Герчикова. Сырье сушили до полного высушивания и измельчали на электрической мельнице до порошкообразного состояния. Экстракцию 1 г сырья проводили 10 мл хлороформа при комнатной температуре в течение 5 ч. Хлороформные экстракты

отфильтровывали, отгоняли растворитель под водоструйным напором до сухого остатка, который использовали в опытах.

Антиоксидантные свойства экстрактов изучали с помощью универсальной манометрической установки, описанной ранее [Денисов и др., 1975], по скорости поглощения кислорода в процессе иницированного окисления изопропилбензола (кумола). Ингибирующую эффективность экстрактов изучали при 60° и скорости иницирования $1,02 \cdot 10^{-7} \text{ М} \cdot \text{с}^{-1}$ (инициатор – азодиизобутиронитрил (АИБН)).

Салидрозид извлекали водной экстракцией из сырья *R. iremelisa* по методике, описанной в “Государственной фармакопее СССР” [1990]. Содержание салидрозида определяли спектрофотометрически при длине волны $\lambda = 486 \text{ нм}$ после предварительной обработки образца карбонатом натрия и диазотированным сульфацилом. Полученный экстракт, содержащий согласно анализу 0,02 М салидрозида, использовали в дальнейшем для экспериментов.

В качестве субстрата окисления использовали смесь: изопропиловый спирт–вода в соотношении 1:1 по объему. Окисление проводили в иницированном режиме, используя в качестве инициатора азодиизобутиронитрил (АИБН), который является традиционным инициатором для изучения окислительных процессов. За скоростью процесса окисления следили по скорости накопления пероксида водорода (V) – пероксидного продукта окисления изопропилового спирта, концентрацию которого определяли методом йодометрического титрования. Степень влияния добавок салидрозида на скорость процесса окисления оценивали по изменению величины V при разных концентрациях введенного в реакционную смесь салидрозида. При этом стандартными условиями для всех серий экспериментов были температура 70°, скорость иницирования $V_i = 1,8 \cdot 10^{-5} \text{ М/мин}$ в интервале концентраций салидрозида $[\text{Sal}] = 0,0\text{--}4,2 \cdot 10^{-4} \text{ М}$.

1.3.7. Ценопопуляционные методы

Ценопопуляция понималась как совокупность растений в пределах растительного сообщества, сформировавшегося в условиях длительно существующего комплекса эдафо-климатических и фитоценологических факторов. Исследованные ценопопуляции могли составлять в качестве субпопуляций одну биологическую популяцию.

При проведении ценопопуляционных исследований использованы методики и терминология, приведенные в работах Т.А. Работнова [1950], Л.Б. Заугольной и др. [1992, 1993], Ю.А. Злоби-

на [1989а, б] и в монографиях “Ценопопуляции растений...” [1976, 1988].

Популяционные исследования проведены с учетом эколого-фитоценологических характеристик на организменном и ценопопуляционном уровнях.

Организменный уровень включал исследования метрических и аллометрических параметров растений, находящихся в генеративном состоянии. Для выявления особенностей популяционной и межпопуляционной изменчивости исследовано всего 60 качественных и количественных анатомо-морфологических признаков вегетативных и репродуктивных органов. Перечень основных признаков приведен в гл. 1.3.2, а часть – приводится ниже.

Надорганизменный уровень исследований включал оценку демографических характеристик ценопопуляций. Исследованы такие характеристики ценопопуляций, как численность, возрастной спектр, половой состав, особенности воспроизводства.

За единицу отсчета принята особь, обладающая побеговой и корневой системами, семенного (генеты) или вегетативного (раметы) происхождения [Миркин и др., 1989].

При определении возрастного состава ценопопуляций нами выделены следующие возрастные состояния: проростки (p), ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), генеративные (g), субсенильные (ss), сенильные (s). К субсенильным относили партикулирующие цветущие особи с абортивными цветками и потому неспособные плодоносить. Группу особей, находящихся в генеративном состоянии не делили на подгруппы (g_1, g_2, g_3), поскольку для этого необходимо было исследовать подземные органы растений, что не предпринимали в связи с редкостью исследуемого вида.

При изучении семенной продуктивности придерживались рекомендаций, изложенных в методиках Е.А. Ходачек [1970], И.В. Вайнагия [1973, 1974], Е.В. Тюриной [1984]. При этом учитывали следующие 13 признаков репродуктивной сферы: число парциальных соцветий в щитке (шт.); число листовок в щитке на одном побеге, их потенциальное (ПЧЛ) и реальное (РЧЛ) число (шт.); коэффициент реализации листовок (соотношение РЧЛ/ПЧЛ, %); размеры листовок (длина, ширина; мм); размеры семян (длина, ширина; мм); семенную продуктивность (потенциальную семенную продуктивность листовок (ПСПЛ) и реальную (РСПЛ), шт.); коэффициент семенификации (соотношение РСПЛ/ПСПЛ, %); половой тип цветка; локализацию листовок в щитке. Для определения ПСПЛ и РСПЛ подсчитывали число заложённых семязпочек и созревших семян в листовке.

Классификация размеров семян дается по Ю.М. Фролову и И.И. Полетаевой [1998]: 1 – очень мелкие (семена длиной до 1,40 мм), 2 – мелкие (1,41–1,70 мм), 3 – средние (1,71–2,00 мм), 4 – крупные (2,01–2,30 мм), 5 – очень крупные (более 2,30 мм).

Морфологическая целостность растений, целостность на уровне анатомических структур и интеграция определяющих генеративное усилие параметров оценивалась по индексу морфологической интеграции:

$I = B / ((n^2 - n) / 2) \cdot 100\%$ [Злобин, 1989а, б], где B – число достоверно реализованных коррелятивных связей между признаками для уровня значимости 99,95%, n – число анализируемых параметров.

Для координации ценопопуляций по градиенту комплексного благоприятствующего росту растений фактора (экоклину) использовали индекс виталитета ценопопуляций (IVC) по размерному спектру особей, рассчитываемый с использованием выравнивания методом взвешивания средних [Ишбирдин, Ишмуратова, 2004а, б] (гл. 9):

$$IVC = \frac{\sum_{i=1}^N X_i / \bar{X}_i}{N},$$

где X_i – среднее значение i -того признака в ценопопуляции, $\bar{X}_i$ – среднее значение i -того признака для всех ценопопуляций, N – число признаков. Для признаков, показавших тенденцию к увеличению с повышением неблагоприятности условий роста, рассчитывалось обратное отношение: $(\bar{X}_i / X_i)$.

Индекс (IVC) вычисляли для каждой ценопопуляции. Градиент ухудшения условий роста (или усиления стресса) выстраивали как ряд ценопопуляций по убыванию значения их индексов виталитета (IVC). Наибольшее значение индекса соответствовало наилучшим условиям реализации ростовых потенциалов, а наименьшее – худшим условиям. Установленный градиент ухудшения условий роста растений *R. iremelica* по уменьшению IVC составил следующий ряд ценопопуляций: 11-10-6-4-5-7-9-3-8-2-1. Этот ряд ценопопуляций практически совпал с комплексным градиентом низкогогорья–горы–высокогогорья и юг–север (далее юг–север).

Изменчивость анатомо-морфологических и ценопопуляционных признаков рассмотрена нами на установленном градиенте.

Индекс размерной пластичности в пределах исследованных популяций рассчитывали по формуле: $ISP = IVC_{\max} / IVC_{\min}$ [Ишбирдин, Ишмуратова, 2004а, б].

Оценку состояния ценопопуляций проводили в соответствии с методикой, предложенной нами [Ишмуратова, 2004а; Ишмуратова, Ишбирдин, 2004].

1.3.8. Фармакологический метод

Настойки сырья дикорастущих, интродуцированных растений и растений-регенерантов *R. rosea* и *R. iremelica*, полученных методом культуры *in vitro*, были приготовлены по стандартным методикам [Государственная..., 1990]. Исследуемые препараты во всех вариантах опыта перед использованием полностью деалкоголизировали под вакуумом, доводили до прежнего объема водой и вводили мышам подкожно в течение 10 дней в дозе 1 мл на 1 кг массы. В каждом опыте использовали по 9–10 неполовозрелых, беспородных мышей массой 12–14 г. Для определения стимулирующей активности препаратов использовали тест “плавание мышей до полного утомления” [Рылова, 1974]. В течение опыта поддерживали постоянную температуру воды 25°.

1.3.9. Статистические методы

Статистическую обработку первичных данных производили с использованием программ STATISTICA и EXCEL.

Для каждого среднего арифметического значения определяли ошибку, среднее квадратичное отклонение, коэффициент вариации (CV , %). Уровни варьирования признаков приняты по Г.Н. Зайцеву [1984]: $CV > 20\%$ – высокий, $CV = 10\text{--}20\%$ – средний, $CV < 10\%$ – низкий.

Для дифференциации *R. rosea* и *R. iremelica* по комплексу морфологических признаков использован многофакторный дисперсионный анализ (обобщенное расстояние Махаланобиса, D) [Петров, Шутяев, 1984].

При вычислении индекса морфологической интеграции (I) [Злобин, 1989а, б] и коэффициента детерминации признака (R_{ch}^2) [Ростова, 2002] использовали корреляционный анализ.

Для статистической обработки результатов исследований в культуре *in vitro* использован однофакторный дисперсионный анализ.

Статистическую обработку данных теста “плавание мышей до полного утомления” проводили по методу Литчфилда и Уилкоксона, описанного М.Л. Беленьким [1963].

ТАКСОНОМИЯ, МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ, КАРИОЛОГИЧЕСКИЕ И ХИМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ *RHODIOLA ROSEA* И *RHODIOLA IREMELICA*

Глава 2

КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ РОДА *RHODIOLA*

История изучения рода *Rhodiola* насчитывает несколько веков. Первым описал род *Rhodiola* К. Линней [Linne, 1753] и отделил его от рода *Sedum* на основании двудомности растений. В дальнейшем роду *Rhodiola* посвящали свои работы такие исследователи, как J.A. Scopoli [1772], A.P. de Candolle [1828], C.F. Ledebour [1844], W.D. Koch [1846], E.L. Regel [1858], D.F. Schlechtendal et al. [1886], S. Schönland [1891], N. Britton and J. Roze [1903], R. Praeger [1917], A. Berger [1930], T. Nakai [1938], Н. Fröderström (1930–1935), A.E. Porsild [1957], D.A. Webb [1964], C.A. Jansson and K.H. Rechinger [1970], Н. Ohba [1975, 1978, 1981, 1989] и др. В этих работах роду *Rhodiola* придавали ранг самостоятельного рода или же какой-либо статус в пределах рода *Sedum*.

На основании изучения большой коллекции гималайских, тибетских и китайских представителей рода *Rhodiola* Н. Ohba [1975–1989] провел таксономическую ревизию рода и описал новые виды.

В отечественной систематике до А.Г. Борисовой [1939] самостоятельность рода *Rhodiola* не признавалась [Fedtschenko, 1909; Крылов, 1931; и др.]. Проводя критическую обработку сем. *Crassulaceae* во флоре СССР, А.Г. Борисова в 1939 г. признала самостоятельность рода *Rhodiola* и выделила в нем три секции и пять рядов, куда поместила и новые, описанные ею виды. В 1970 г. А.Г. Борисова внесла дополнения и изменения в подсем. *Sedoideae* и выделила сек. *Clementsia* (*Rose*) Boriss. в отдельный род с единственным представителем. Внутри рода *Rhodiola*

А.Г. Борисова установила всего две секции – *Rhodiola* Schrenk. и *Chamae-Rhodiola* Schrenk. Система А.Г. Борисовой основывалась на морфологических признаках вегетативных и репродуктивных органов. Ниже мы приводим эту систему.

Система рода *Rhodiola* L. (сем. *Crassulaceae* DC.) (по А.Г. Борисовой [1939, 1970])

ПОДСЕМЕЙСТВО *SEDOIDEAE* BERGER

Род *Rhodiola* L.

Секция *Rhodiola* Schrenk in Fisch. et Mey.

Ряд *Roseae* (Praeger) Boriss.

Вид *R. rosea* L.

R. arctica Boriss.

R. iremelica Boriss.

R. sachalienensis Boriss.

R. heterodonta (Hook. et Thoms.) Boriss.

R. borealis Boriss.

R. atropurpurea (Turcz.) Trautv. et Mey.

Ряд *Linearifoliae* Boriss.

Вид *R. kirilowii* Rgl. et Maxim.

R. linearifolia (Rgl. et Schmalh.) Boriss.

R. pinnatifida Boriss.

R. stephani (Cham.) Trautv. et Mey.

Ряд *Algidae* Boriss.

Вид *R. algida* (Ledeb.) Fisch. et Mey.

R. komarovii Boriss.

Секция *Chamae-Rhodiola* Schrenk.

Ряд *Integerrimae* Boriss.

Вид *R. quadrifida* (Pall.) Fisch. et Mey.

R. kaschgarica Boriss.

R. coccinea (Royle) Boriss.

R. pamiroalaica Boriss.

Ряд *Oblongae* Boriss.

Вид *R. gelida* Schrenk.

R. recticaulis Boriss.

R. litvinovii Boriss.

В последней сводке “Сосудистых растений России и сопредельных государств” С.К. Черепанова [1995] род *Rhodiola* включает 21 вид.

Сборы *R. iremelica* на горе Большой Иремель, откуда в дальнейшем описан был вид, проводились Ю.К. Шеллем [1881–1885 гг.]

и Д.И. Литвиновым [1893], Л.Н. Тюлиной [1931а,б], А.Г. Борисовой [1939], А.Р. Ишбирдиным [1996].

Относительно самостоятельности *R. iremelica* до недавнего времени не было единого мнения. *Rhodiola iremelica* в работе Л. Тюлиной [1931а,б] в списке флоры Урала приводится как *Sedum elongatum* Maxim. Во Флоре Урала В.С. Говорухин [1937] приводит его как *S. roseum* (DC.) Scop. (*S. rhodiola* DC.) или *S. elongatum* Maxim.

Ряд исследователей [Котов, 1947; Игошина, 1966; Краснов и др., 1978, 1979; Шарафутдинов, 1983; Куркин и др., 1986; Кучеров и др., 1987; Фатхиев, Фатхиева, 1989; Паутова, 1992, 1993, 1995; Черепанов, 1995; Лихонос, 1995; Лихонос, Калашник, 1995, 1999; Сацыперова и др., 1995а; Ишмуратова, 1996, 2002а; Ишмуратова, Сацыперова, 1998; Гончарова, 2000; и др.] придерживаются системы рода *Rhodiola* А.Г. Борисовой [1939, 1970] и считают *R. iremelica* самостоятельным видом.

Другие авторы рассматривают *R. iremelica* в рамках широко понимаемого вида *R. rosea* [Горчаковский, 1966; Ворошилов, 1982; Горчаковский, Щурова, 1982; Щурова, 1983; Петровский, 1984; Кожевников, 1988; Пережогин, 1995; Ишбирдин и др., 1996; Некратова и др., 2004; Webb, 1964; Ohba, 1981; и др.].

В конце 1980-х – начале 1990-х годов в группе пищевых, кормовых и лекарственных растений Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН по руководством доктора биологических наук, профессора И.Ф. Сацыперовой начинается сравнительное изучение некоторых видов рода *Rhodiola*, относительно самостоятельности которых не было единого мнения [Сацыперова, Рабинович, 1990; Сацыперова и др., 1991, 1993, 1995а,б; Паутова, 1992, 1993, 1995; Ишмуратова, 1996, 2002а, 2004а; Ишмуратова, Сацыперова, 1998]. Это такие виды, как р. линейнолистная (*R. linearifolia* Boriss.), р. арктическая (*R. arctica* Boriss.), р. разноточечная (*R. heterodonta* (Hook. fil. et Thoms.) Boriss.), *R. iremelica*. Сравнительное изучение этих видов основывалось на комплексных исследованиях с привлечением различных методов: онтогенетического, анатомо-морфологического, химического, фармакологического и интродукционного. С опорой на дополнительные анатомо-морфологические и химические признаки была подтверждена самостоятельность исследованных видов.

Глава 3

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ, КАРИОЛОГИЧЕСКИЕ, ХИМИЧЕСКИЕ (БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫЕ ВЕЩЕСТВА) ОСОБЕННОСТИ *RHODIOLA ROSEA* И *RHODIOLA IREMELICA*

3.1. Морфологические особенности

R. iremelica была выделена А.Г. Борисовой [1939] из *R. rosea* и описана в качестве самостоятельного вида на основе морфологических признаков вегетативных и репродуктивных органов. Морфологические характеристики двух видов по А.Г. Борисовой [1939], которые для *R. iremelica* соответствуют горно-тундровому экотипу, приведены в табл. 4.

R. iremelica – многолетнее, травянистое, поликарпическое растение. Жизненная форма – безрозеточная, короткокорневищная. Формирование ее заканчивается к виргинильному возрастному состоянию.

Подземные органы представлены корневищем, главным корнем и системой придаточных корней. Корневище эпигеогенное, золотисто-коричневого цвета, сочное, на верхушке с чешуевидными листьями.

Направление роста скелетной оси плагиотропное. Нарастание и ветвление скелетной оси моноподиальное. Ветвление основного побега *R. iremelica* начинается в виргинильном состоянии. Боковые почки многолетнего полициклического побега формируются в пазухах чешуевидных листьев.

Надземные органы *R. iremelica* – неветвистые, прямостоячие, сочные побеги. Направление роста надземных побегов ортотропное. Надземные побеги закрытого типа, вегетативно-генеративные и/или вегетативные (“репродуктивно-ассимиляционные силлептические” и/или “ассимиляционные силлептические” по терминологии Е.Л. Нухимовского [1974]). Функционируют побеги в течение одного вегетационного периода. После отмирания надземных побегов, на корневище остаются небольшие углубления – рубцы.

Надземные побеги несут одну генерацию листьев. На вегетативных побегах листья двух формаций: низовой – чешуевидные и срединной – ассимилирующие. На вегетативно-генеративных побегах листья трех формаций: низовой – чешуевидные, средин-

Таблица 4

Сравнительно-морфологическая характеристика *R. rosea* и *R. iremelica*
(по А.Г. Борисовой [1939])

Орган	<i>R. rosea</i>	<i>R. iremelica</i>
Корневище	Деревянистое, мощное, большей частью ветвящееся, многоглавое, покрыто редуцированными чешуевидными листьями	Толстое, прямое, вертикальное, стержень разветвленный, мощный
Ортотропные побеги	Неветвистые, прямостоячие или несколько изогнутые, в незначительном числе, от 15 до 70 см	Неветвистые, прямостоячие или несколько изогнутые, в незначительном числе, от 15–20 (30) см
Листья	Расставленные, косо вверх направленные, многочисленные, зеленоватые, редко сизо-зеленые, цельнокрайние или в верхней части к основанию суженные, не стеблеобъемлющие, форма листьев срединной формации от эллиптической до ланцетовидной; чешуевидные листья треугольной формы и полукруглые, 5 мм дл., 4 мм шир.	Сближенные, зеленые, форма листьев срединной формации продолговатояйцевидная, 2–2,5 см дл., 1–1,5 см шир., крупно- и неравнозубчатые на верхушке, с широким клиновидным основанием; чешуевидные листья перепончатые, треугольные, острые, 5–7 мм дл., 5 мм шир.
Соцветие	Густое, щитковидное, многоцветковое, 3–4 (6) см шир., 2 см дл., с удлинёнными, разветвленными и изогнутыми, тонкими ветвями, безлистное, лишь при основании с прицветным листом	Густое, щитковидное, многоцветковое, 2–4 см шир., 1–1,5 см дл.
Цветки	Актинормфные, короче цветоножек, 4–5 членные, желтые, 3–4 мм дл.; чашелистики ланцетно-линейные, около 1 мм дл., в 1,5–2 раза короче лепестков; лепестки линейные или продолговатые, желтые или зеленоватые, туповатые; тычинки в пыльниковых цветках превышают лепестки, с желтыми нитями и желтыми пыльниками; завязи в пестичных	Пестичные цветки длиннее цветоножек; пыльниковые равны цветоножкам; чашелистики пыльниковых цветков линейно-ланцетные, острые, около 1 мм дл.; лепестки зеленые, около 3 мм дл., линейные, туповатые; тычинки несколько превышают лепестки, с округлыми пыльниками и нитевидными нитями

Таблица 4 (окончание)

Орган	<i>R. rosea</i>	<i>R. iremelica</i>
Цветки	цветках загнутые; подпестичные чешуи с длиной в 2–3 раза превышающей ширину, 1–1,5 мм дл., 0,5 мм шир., к верхушке несколько суженные, усеченные, выемчатые	
Плод	Зеленоватые листовки, 6–8 мм дл., прямостоячие, с коротким, толстым, оттянутым наружу, около 0,5 мм дл. носиком	Зеленоватые листовки
Семена	Мелкие, ланцетные, 2 мм дл., кверху суженные, окраска от темно- до светло-коричневой	Ланцетные, несколько больше 1 мм дл.

ной – ассимилирующие, верхней – подсоцветные, ассимилирующие.

Лист срединной формации *R. iremelica* суккулентного типа, простой, с цельной пластинкой, сидячий, дорзовентральный. Форма пластинки может меняться от округло-яйцевидной до ланцетной с широким основанием и зависит от экологических условий обитания (см. гл. 8). Край пластинки может меняться от цельного до неравно-зубчатого до 2/3 периметра листа.

Нами были исследованы некоторые морфологические, таксономически значимые признаки, характеризующие параметры листа срединной формации репродуктивного побега (длина, ширина, площадь, индекс) и длину побега у дикорастущих особей *R. rosea* и *R. iremelica* (см. гл. 11) [Ишмуратова, 1996; Ишмуратова, Сацыперова, 1998]. Длина листа превышает ширину у обоих видов. Индекс листа *R. rosea* колеблется от 2,7 до 3,6, *R. iremelica* – от 1,7 до 2,5.

По материалам исследований, проведенных И.А. Паутовой [1993, 1995], лист у представителей рода *Rhodiola* простой, с цельной пластинкой, без прилистников и черешка. Край пластинки гладкий, зубчатый или промежуточного типа. Его длина всегда превышает ширину, а форма меняется от яйцевидной до заостренно-эллиптической. Площадь листовой пластинки составляет в среднем около 125 мм² и изменяется, по клас-

сификации С. Raunkiaer [1934], от чрезвычайно мелкой ($S < 25 \text{ мм}^2$ у *R. coccinea*) до очень мелкой ($25 < S < 255 \text{ мм}^2$ у остальных видов рода, в том числе у *R. iremelica*). По коэффициенту удлиненности пластинки листа (отношение длины к ширине, д/ш) виды делятся на три группы. Большинство видов относится к первой группе, где $1,3 < \text{д/ш} < 2,0$; у видов второй группы – $2,0 < \text{д/ш} < 4,0$. Наибольшего значения коэффициент удлиненности достигает в третьей группе – $\text{д/ш} > 4$ (у *R. coccinea* составляет 6,0, а у *R. linearifolia* – 6,7). В соответствии с этой классификацией по коэффициенту удлиненности пластинки листа *R. rosea* относится ко второй группе, а *R. iremelica* – к первой-второй.

Соцветие *R. iremelica* однотипное, цимоидное, монотелическое, многоцветковое, плейохазий. Плейохазий состоит из центрального цветка и парциальных соцветий, образованных моно-, дихазием, двойным дихазием

У *R. iremelica* установлено наличие функционально мужских, собственно женских и обоеполюх цветков [Ишмуратова, 1996, 2002а; Ишмуратова, Сацыперова, 1998]. Особенности строения цветков подробно описаны в гл. 12.

Функционально мужские цветки характеризуются хорошо развитыми тычинками с фертильной пыльцой и пестиками с недоразвитыми семяпочками. Окраска околоцветника от лимонно-желтого до медово-желтого.

Для обоеполюх цветков характерно наличие хорошо развитых тычинок и пестиков. Число пестиков – 4 (редко 5), тычинок – от 8 до 12. Чашелистики и лепестки желто-зеленого цвета, тычиночные нити и тычинки желтого цвета.

В собственно женских цветках отсутствуют тычинки, имеются хорошо развитые пестики. Число долей околоцветника – 4, встречаются 6–8-членные цветки, цвет – желто-зеленый. Длина нектарников в 1,5–1,8 раза превышает ширину, по форме – расширяющийся кверху, широкотрапецевидный, с выемчатой верхушкой (гл. 12).

Плод *R. iremelica* – многолистовка, состоит из 4, редко 3 или 5 зеленоватых листовок, которые при созревании желтеют. Число листовок в щитке зависит от условий обитания, погодных условий в период созревания плодов и меняется в ценопопуляциях в среднем от 43 до 160. Размеры листовок варьируют в следующих пределах – от 5,6 до 9,8 мм и зависят от места локализации листовок в щитке (гл. 7).

Семена *R. iremelica* от овальной до яйцевидной формы, окраска их изменяется от коричнево-бурой до темно-коричне-

вой. Семена длиной от 1,6 до 2,9 мм. Линейные размеры (длина и ширина), масса 1000 шт., форма и цвет семян изменчивы и зависят от географических и экологических условий обитания, погодных условий в момент созревания, положения листовок в щитке, числа семян в листовке (гл. 7, 11).

Семена видов рода *Rhodiola*, по результатам исследований И.А. Паутовой [1993], относятся к разряду мелких. Форма семян близка к продолговатой, вдоль всего семени тянется крыло. На поверхности их часто встречаются выросты тесты, благодаря которым поверхность становится ребристой. Выступающие ребра тянутся вдоль всего семени: они представляют собой выросты клеток, расположенных параллельно друг другу по всей поверхности.

R. iremelica и *R. rosea* обладают сходством прохождения основных этапов онтогенеза. Отличительные особенности видов проявляются, начиная с первых возрастных состояний (гл. 11, 12).

В состоянии проростка виды отличаются по форме и окраске семядолей, первых листьев, по отношению длины пластинки семядолей и первого листа к длине черешка.

В ювенильном, имматурном и виргинильном состояниях виды отличаются по форме, окраске и зубчатости пластинки листа срединной формации.

В генеративном состоянии отличительные признаки проявляются у функционально-мужских (относительная длина цветоножек и цветков) и собственно женских цветков (общая форма и форма верхушки лепестков, относительная длина чашелистиков и лепестков, форма нектарников), у листьев (форма, окраска, зубчатость листьев срединной формации).

3.2. Кариологические признаки

Кариологические исследования также подтвердили видовую самостоятельность *R. iremelica* [Лихонос, 1995; Лихонос, Калашник, 1995, 1999]. Соматическое число хромосом у *R. rosea* и *R. iremelica* одинаково – $2n = 22$, основное число хромосом равно 11. Метафазные хромосомы мелких размеров (0,5–2,0 мкм). Хромосомы видов отличаются по морфологии. У *R. rosea* четко идентифицированы две пары хромосом с маленькими спутниками на тонкой нити, центромеры слабо выражены. У *R. iremelica* спутниковые хромосомы отсутствуют.

3.3. Химические вещества (биологически активные вещества)

В настоящее время одним из методов современной таксономии является хемосистематика [Семиков, 1991]. Химические признаки в совокупности с морфологическими, анатомическими и цитологическими позволяют более точно определить систематическое положение таксона [Федоров, Пименов, 1967; Сацыперова, 1984].

В последней четверти прошлого века появились данные о химическом составе некоторых представителей рода *Rhodiola*, таких как *R. algida* [Пангаров, Запесочная, 1975; Запесочная, 1978; Краснов, Демиденко, 1979], *R. pinnatifida* [Ревина, Краснов, 1975], *R. litvinovii* [Краснов, 1979; Краснов и др., 1982; Краснов, Демиденко, 1984], *R. coccinea* [Zong-Yu-ying, 1991].

В 1978 г. Е.А. Краснов и др. впервые предпринимают попытку хемосистематического исследования 20 видов рода *Rhodiola*. В основу этого систематического подхода положено наличие биологически активных веществ в растениях. Присутствие галловой кислоты и салидрозида характеризуют род в целом и являются строгим признаком секции *Rhodiola*. Наличие кемпферола – признак ряда *Roseae*, а эскулетина – рядов *Linearifoliae* и *Algidae*. Виды ряда *Linearifoliae* отличает наличие гербацетина или гербацетина-8-арабо-4'-рамнозида. В секции *Chamae-Rhodiola* для ряда *Oblongae* Boriss. характерно содержание *n*-оксиацетофенона. Виды ряда *Quadrifidae* содержат *n*-тирозол. Е.А. Краснов и др. [1978, 1979] помещают *Rhodiola iremelica* в промежуточное положение между рядами *Roseae* и *Linearifoliae*, что свидетельствует о самостоятельности вида.

Наряду с этим из корневищ *R. rosea* были выделены новые соединения: трицин, его 5- и 7-глюкозиды [Запесочная, Куркин, 1982а,б; Куркин и др., 1982], новые производные гербацетина – родионин, родиозин, а также флаволигнан родиолин [Запесочная, Куркин, 1983], кемпферол и 7-рамнозид кемпферола, 8-метилгербацетин и ацетилродалгин [Куркин и др., 1984]. Интересную группу соединений, обнаруженную лишь в корневищах с корнями *R. rosea*, представляют новые гликозиды коричневого спирта – розин, розарин и розавин [Запесочная, Куркин, 1982а,б]. К главному компоненту этого вида был отнесен также розиридин – новый монотерпеновый гликозид [Куркин и др., 1985].

Изучение химического состава рода *Rhodiola* и рода *Sedum* в 1986 г. продолжают В.А. Куркин и его коллеги. Для исследования рода *Rhodiola* были взяты виды в соответствии с классификацией А.Г. Борисовой [1939]. В 9 исследованных видах рода *Sedum*, относящихся к разным секциям, и одном виде рода *Clementsia* не обнаружено веществ, характерных для большинства видов рода *Rhodiola* (тирозола, салидрозида, производных гербацетина), что служит дополнительным подтверждением самостоятельности этих родов и правомерности системы А.Г. Борисовой [1939, 1970] (табл. 5). Коричневый спирт и его производные (розин, розарин, розавин), а также трицин и его глюкозиды были обнаружены только в корневищах *R. rosea*, что четко выделяет этот вид среди прочих изученных видов. По составу производных гербацетина (родионина и родиозина) В.А. Куркин и др. [1986] помещают *R. iremelica* в ряд *Roseae*, а не *Linearifoliae*, как предлагали ранее Е.А. Краснов и др. [1978, 1979], и признают самостоятельность *R. iremelica*.

Несколько позже нами совместно с Г.Г. Запесочной и В.А. Куркиным [Сацыперова и др., 1995; Ишмуратова, 1996] были проведены сравнительные исследования химического состава *R. rosea* и *R. iremelica*. Результаты исследований расширили представления о химическом составе этих видов и также подтвердили их самостоятельность. Из корневищ с корнями *R. rosea* и *R. iremelica* выделено 20 индивидуальных соединений, относящихся к флавоноидам, флаволигнанам, фенилпропаноидам, простым фенолам, простым терпенам и стеринам (табл. 6).

Физико-химические свойства выделенных веществ из корневищ с корнями *R. rosea* и *R. iremelica* приводим ниже.

Флаволигнаны. Соединение 1. Имеет кристаллы желтого цвета состава $C_{25}H_{20}O_{16}$ (M^+ 480), температура плавления 235–237° (этанол), при λ_{max} 281, 382 нм. Это соединение близко по своей структуре к гербацетину (3,5,7,8,4'-пентагидроксифлаванону), а в масс-спектре этого соединения присутствует базовый пик иона с m/z 302 и пик иона с m/z 180, что соответствует конифериновому спирту. В совокупности со спектральными данными, приведенными в работе Г.Г. Запесочной и В.А. Куркина [1983], идентифицировано выделенное соединение как родиолин.

Флавонолы. Соединение 2 и соединение 3. Имеют желтые кристаллы состава $C_{21}H_{20}O_{11}$ и $C_{27}H_{30}O_{16}$, температура плавления соответственно 232–235° (вода–ацетон) и 192–196° (вода–ацетон), при λ_{max} 277, 386 нм. Эти соединения при кислот-

Таблица 5

Система рода *Rhodiola* L., основанная на химических признаках, предложенная В.А. Куркиным и др. [1986]

Секция, ряд, вид	Вещество			
	1	2	3	4
Секция <i>Clementsia</i>				
<i>R. semenovii</i>	-	-	-	-
Секция <i>Rhodiola</i>				
Ряд <i>Roseae</i>				
<i>R. atropurpurea</i>	+	++	++	-
<i>R. borealis</i>	-	++	++	-
<i>R. heterodonta</i>	-	-	-	-
<i>R. iremelica</i>	-	++	++	-
<i>R. rosea</i>	±	+	+	+
<i>R. arctica</i>	±	+	+	+
<i>R. sachalinensis</i>	-	++	++	-
<i>R. viridula</i>	-	-	-	-
Ряд <i>Linearifoliae</i>				
<i>R. linearifolia</i>	-	-	-	-
<i>R. pinnatifida</i>	-	-	-	-
<i>R. stephanii</i>	-	-	-	-
Ряд <i>Algidae</i>				
<i>R. algida</i>	-	-	-	-
<i>R. komarovii</i>	-	-	-	-
Секция <i>Chamae-Rhodiola</i>				
Ряд <i>Quadrifidae</i>				
<i>R. coccinea</i>	-	-	-	-
<i>R. quadrifida</i>	-	-	-	-
<i>R. kaschgarica</i>	-	-	-	-
Ряд <i>Oblongae</i>				
<i>R. gelida</i>	-	-	-	-
<i>R. litvinovii</i>	-	-	-	-
<i>R. integrifolia</i>	-	-	+	-
<i>R. krylovii</i>	-	-	-	-

Примечание. Вещество: родиолин (1), родионин (2), родиозин (3), трицин-5-глюкозид (4), ацетилпродалгин (5), коричный спирт (6), розин (7), розарин (8), розавин (9), тирозол (10), салидрозид (11), розиридол (12), розиридин (13). Содержание вещества: (+++) – свыше 1,0%, (++) – 0,5–1,0%, (+) – менее 0,5%, (±) – в следовых количествах; для последних двух видов секция и ряд не указаны.

Вещество								
5	6	7	8	9	10	11	12	13
-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	±	-	-
-	-	-	-	-	±	++	-	-
-	-	-	-	-	++	+++	-	-
-	-	-	-	-	++	+	-	-
+	+	+	++	+++	+	+++	+	+++
-	+	+	++	+++	+	++	+	++
-	-	-	-	-	+	++	-	-
-	-	-	-	-	+	±	-	-
-	-	-	-	-	+	+++	+	++
-	-	-	-	-	+	++	-	-
-	-	-	-	-	-	+	-	-
+	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	±	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	++	+++	-	-
-	-	-	-	-	-	+	-	-
-	-	-	-	-	-	±	-	-
-	-	-	-	-	-	±	-	-
-	-	-	-	-	-	±	-	-
-	-	-	-	-	+	++	-	-

Таблица 6

**Биологически активные вещества, выделенные
из корневищ с корнями *R. rosea* и *R. iremelica***

Группа соединений	Номер вещества	Название вещества	Вид	
			<i>R. rosea</i>	<i>R. iremelica</i>
Флаволигнаны	1	Родиолин	+	+
	2	Родионин	+	+
	3	Родиозин	+	+
	4	Кемпферол	+	+
	5	Трицин	+	–
	6	Трицин-7- β-D- глюкопиранозид	+	–
Фенилпропаноиды	6	Трицин-5- β-D- глюкопиранозид	+	–
	8	<i>Транс</i> -коричный спирт	+	+
	9	Розавин	+	±
	10	Розарин	+	±
Фенилэтаноиды	11	Розин	+	±
	12	Тирозол	+	+
Фенилкарбоновые кислоты	13	Салидрозид	+	+
	14	Кофейная кислота	–	+
	15	<i>n</i> -гидроксibenзойная кислота	–	+
Монотерпены	16	Галловая кислота	+	+
	17	Розиридин	+	+
	18	Розиридол	+	+
Стерины	19	β-ситестерин	+	+
	20	Даукостерин	+	+

Примечание: (+) – наличие вещества; (±) – следы вещества; (–) – отсутствие вещества.

ном гидролизе (2%-ный раствор HCl) дают агликон гербацетина и углеводные фрагменты – рамнозу в случае соединения 2 и рамнозу и глюкозу в случае соединения 3. Сравнение УФ-спектров исходных веществ (гликозидов) 2 и 3 и их агликонов с использованием ионизирующих и комплексообразующих реагентов [Mabry et al., 1970] позволило сделать вывод о замещении в обоих соединениях 7-ОН группы.

Данные ЯМР-спектров гликозидов 2 и 3 и их полных ацетатов, а также исследования в результате ступенчатого гидролиза соединения 3 (муравьиная кислота в присутствии циклогексана),

проводимые в соответствии с работой Г.Г. Запесочной и В.А. Куркина [1983], показывают идентичность соединения 2 и 3 соответственно родионину и родиозину.

Соединение 4. Кристаллы желтого цвета состава $C_{15}H_{10}O_6$, температура плавления 277–279°, при $\lambda_{\max}$ 266, 367 нм, показывают идентичность кемпферолу.

Соединение 5. Светло-желтые игольчатые кристаллы с зеленоватым оттенком, состав $C_{17}H_{14}O_7$, температура плавления 280–282°, $\lambda_{\max}$ 270, 352 нм, идентифицировано как трицин.

Соединение 6. Светло-желтые кристаллы состава $C_{23}H_{24}O_{12}$, температура плавления 247–249°, максимумы УФ-спектра $\lambda_{\max}$ 270, 350 нм, идентифицировано как трицин-7-β-D-глюкопиранозид.

Соединение 7. Слегка желтоватые кристаллы состава $C_{23}H_{24}O_{12}$, температура плавления 173–177°, при $\lambda_{\max}$ 263,348 нм. Соединение идентифицировано как трицин-5-β-D-глюкопиранозид.

Фенилпропаноиды. Соединение 8. Бесцветное сиропообразное вещество состава $C_9H_{10}O$ (M^+ 134), при $\lambda_{\max}$ 252 нм. Данное соединение было идентифицировано на основании УФ-, ЯМР- и масс-спектров и в соответствии с данными работы Г.Г. Запесочной и В.А. Куркина [19826] как *транс*-коричный спирт.

Соединение 9. Это бесцветное сиропообразное вещество состава $C_{20}H_{28}O_{10}$, при $\lambda_{\max}$ 252 нм.

Соединение 10. Имеет кристаллы белого цвета состава $C_{20}H_{28}O_{10}$, температура плавления 171–173° (этанол), при $\lambda_{\max}$ 252 нм. Соединения 9, 10 расщепляются в результате кислотного гидролиза на одинаковые фрагменты: *транс*-коричный спирт, D-глюкозу и арабинозу. Сопоставление результатов химических превращений, а также данные ЯМР-спектров исходных гликозидов и их полных ацетатов [Запесочная, Куркин, 19826] свидетельствуют о том, что гликозиды отличаются лишь величиной окисного цикла арабинозы и являются соответственно розавином (9) и розарином (10).

Соединение 11. Бесцветное стекловидное вещество состава $C_{15}H_{20}O_6$, при $\lambda_{\max}$ 252 нм. Это соединение расщепляется под воздействием β-глюкозидазы на агликон (*транс*-коричный спирт) и D-глюкозу. Результаты ферментативного гидролиза и спектральные данные позволили идентифицировать это соединение в соответствии с данными из работы Г.Г. Запесочной и В.А. Куркина [19826] как розин.

Фенилэтаноиды. Соединение 12. Имеет бесцветные игольчатые кристаллы состава $C_8H_{10}O_2$ (M^+ 138), температура плавления 92–93° (хлороформ), при λ_{max} 224, 279 нм. В соответствии с данными, приведенными в работе W. Karger [1958], соединение соответствует тирозолу.

Соединение 13. Для него характерны бесцветные игольчатые кристаллы состава $C_{14}H_{20}O_7$, температура плавления 160–162° (хлороформ-метанол), при λ_{max} 224, 279 нм. Это соединение при кислотном и ферментативном гидролизе λ -глюкозидазой расщепляется на агликон, идентичный тирозолу, и глюкозу. На основании полученных спектральных данных этого соединения и его физико-химических констант и опираясь на сведения, приведенные в работе Н. Thieme [1969], вещество идентифицировано как салидрозид.

Фенилкарбоновые кислоты. Соединение 14. Имеет светло-желтые кристаллы состава C_9H_8O (M^+ 180) температура плавления 200–220° (водный спирт), при λ_{max} 242, 299, 326 нм. Данное соединение идентично кофейной кислоте [Karger, 1958].

Соединение 15. Имеет кристаллы белого цвета состава $C_7H_6O_3$ (M^+ 138), температура плавления 210–212° (вода). Это соединение идентифицировано как *n*-гидроксibenзойная кислота [Karger, 1958].

Соединение 16. Для него характерны кристаллы белого цвета, состава $C_7H_6O_5$ (M^+ 170), температура плавления 248–250° (метанол), при λ_{max} 216, 273 нм. В масс-спектре этого соединения присутствуют характерные для галловой кислоты пики ионов с m/z 170 (M^+ , 100 %), 153 (87) и 126 (70). Данное вещество дает с раствором $FeCl_3$ синее окрашивание, что позволяет в совокупности с результатами, приведенными в работе W. Karger [1958], идентифицировать его как галловую кислоту.

Моноотерпены. Соединение 17. Бесцветное сиропообразное вещество состава $C_{16}H_{28}O_7 \cdot H_2O$, $(L)_D^{20}$ – 32,7° (1,1 ацетон), в течение 20 мин гидролизуетс 2%-ным раствором HCl с образованием глюкозы; агликон при этом разрушается (коричневый осадок). Агликон гликозида этого соединения идентичен розиридолу. В ЯМР-спектре (дейтероацетон) присутствует сигнал аномерного протона глюкозы (σ 4,40, J = 7 Гц), что в совокупности с данными ЯМР-спектров исходного гликозида, агликона и их полных ацетатов, позволяет идентифицировать это вещество с *l*-О- α -D-глюкопиранозидом розиридола – розиридином [Куркин и др., 1985].

Соединение 18. Бесцветное сиропообразное вещество состава $C_{10}H_{18}O_2$, $(L)_D^{20}$ – 7,7° (1,3 ацетон). Параметры ЯМР-спектров этого соединения соответствуют данным, приведенным для розиридола (3,7-диметил-2,6-октадиен-1,4-диол), выделенного ранее из корневищ дикорастущей *R. rosea* [Куркин и др., 1985].

Стерины. Соединение 19. Имеет игольчатые кристаллы белого цвета состава $C_{29}H_{50}O$ (M^+ 414), температура плавления 137–138° (метанол). Вещество проявляется на пластинке “Силуфол УФ 254” 16%-ным раствором H_2SO_4 (110°) в виде малинового пятна и в совокупности с результатами работы W. Karger [1958] может быть идентифицировано как β -ситостерин.

Соединение 20. Кристаллы белого цвета состава $C_{35}H_{60}O_5$, температура плавления 315–317° (хлороформ-метанол). Это соединение при кислотном гидролизе (10%-ный раствор HCl) расщепляется на β -ситостерин и глюкозу, что свидетельствует о возможности идентифицировать данное вещество как даукостерин [Karger, 1958].

Из 20 выделенных соединений 15 обнаружено у обоих видов: родиолин, родионин, родиозин, кемферол, коричный спирт, розавин, розарин, розин, салидрозид, тирозол, розиридин, розиридол, β -ситостерин, даукостерин, галловая кислота. В то же время оба вида отличаются между собой по наличию в них специфических веществ. Для *R. iremelica* характерно наличие кофейной и *n*-гидроксibenзойной кислот, которые отсутствуют в *R. rosea*, а также отсутствие трицина и его глюкозидов, которые присутствуют в *R. rosea*. Содержание циннамилгликозидов: розавина, розарина, розина (ведущей группы биологически активных веществ *R. rosea*) в сырье *R. iremelica* сравнительно невысокое.

3.4. Дифференцирующие признаки *Rhodiola rosea* и *R. iremelica*

Обобщая результаты собственных исследований (морфологические, онтогенетические и химические признаки) и некоторые литературные данные (кариологические признаки) нам удалось выделить дополнительные дифференцирующие признаки *R. rosea* и *R. iremelica* [Ишмуратова, 2002а], которые приводим ниже (табл. 7).

Таблица 7

**Отличительные морфологические, химические
и кариологические признаки
R. rosea и *R. iremelica***

Орган	<i>R. rosea</i>	<i>R. iremelica</i>
Семядоли	Округло-яйцевидные или округлые со слабозаостренной верхушкой и клиновидным основанием; отношение длины пластинки семядолей к длине черешка – 1,5–2,0	Округлые, с округлой верхушкой и клиновидным основанием; отношение длины пластинки семядолей к длине черешка – 1,2–1,4
Первые листья	Сизо-зеленые; пластинка округло-яйцевидная с заостренной верхушкой и клиновидным основанием; отношение длины пластинки к длине черешка 1,5–1,8	Сизые; пластинка округлая с округлой верхушкой и округло-клиновидным основанием; отношение длины пластинки к длине черешка около 1,0
Листья средней формации	Сизо-зеленые, от ланцетных до продолговатых, почти цельнокрайние, на верхушке отклоненно-пильчатые, с несколькими зубцами; индекс листа больше 2,5 (2,7–3,6)	Сизые, от продолговатой-яйцевидных до эллиптических с широким клиновидным основанием, от цельнокрайних до крупно- и неравнозубчатых; индекс листа меньше 2,5 (1,7–2,5)
Листья низкой формации	Чешуевидные, ланцетные с заостренной верхушкой	Чешуевидные, округло-яйцевидные с широким клиновидным основанием, с округлой, редко с заостренной верхушкой
Репродуктивные побеги	25–70 см	6–40 см
Почки возобновления	Число почечных чешуй – 10; вегетативные – конусовидные, смешанные – куполообразные	Число почечных чешуй – 6; вегетативные – округлые, смешанные – куполообразные, почти округлые
Цветки	Лепестки собственно женских цветков туповатые, длиннее чашелистиков; нектарник язычковидный, суженный кверху, с выпуклой верхушкой, длина нектарника в 2–3 раза превышает ширину; функциональ-	Лепестки собственно женских цветков заостренные, равны чашелистикам; нектарник широкотрапцевидный, расширяющийся кверху, с выемчатой верхушкой, длина нектарника в 1,5–1,8 раз превышает ширину; соцвет-

Таблица 7 (окончание)

Орган	<i>R. rosea</i>	<i>R. iremelica</i>
Цветки	но-мужские цветки короче цветоножек	тий с функционально-женскими цветками не обнаружено; функционально-мужские цветки равны цветоножкам
Семена	От желто-бурого до темно-коричневого цвета, от яйцевидной до продолговатой формы, 1,8–2,2 мм дл., 0,8–1,0 мм шир.	От коричнево-бурого до темно-коричневого цвета, от овальной до яйцевидной формы, 1,6–2,0 мм дл., 0,9–1,1 мм шир.
Химический состав (биологически активные вещества)	Родиолин, родионин, родиозин, кемпферол, коричный спирт, розавин, розарин, розин, салидрозид, тирозол, розиридин, розиридол, β-ситостерин, даукостерин, галловая кислота, трицин и его глюкозиды	Родиолин, родионин, родиозин, кемпферол, коричный спирт, розавин, розарин, розин, салидрозид, тирозол, розиридин, розиридол, β-ситостерин, даукостерин, кофейная кислота, n-гидроксibenзойная кислота
Кариологические признаки	2n = 22, хромосомы мелкие (0,5–2,0 мкм), две пары хромосом с маленькими спутниками на тонкой нити	2n = 22, хромосомы мелкие (0,5–2,0 мкм), спутниковые хромосомы отсутствуют

Глава 4

ЭВОЛЮЦИЯ, МИГРАЦИЯ И АРЕАЛЫ ВИДОВ РОДА *RHODIOLA*

Появление видов сем. *Crassulaceae* связывают с Южной Африкой [Fröderstrom, 1930]. В.В. Бялт [2004а] выделяет два основных пути миграции *Crassulaceae* из возможной прародины семейства. Первый – из Южной Африки на восток Восточной Африки через Южную Азию в Китай, где сформировался крупнейший вторичный Тибетско-Гималайский центр происхождения и разнообразия. Предположительно такая миграция проходила в период между началом распада Гондваны и образованием Гималаев (не менее 90 млн лет назад). Второй путь мог проходить через Восточную Африку в Переднюю и Малую Азию, а затем в Западное Средиземноморье и Европу, где сформировались другие центры разнообразия уже в более поздние геологические периоды.

Центром происхождения и основной областью распространения видов рода *Rhodiola* являются горы Центральной Азии – Тянь-Шань, Памиро-Алай и Гималаи. Становление видов рода *Rhodiola* связывают со временем формирования альпийского пояса в раннем плейстоцене [Борисова, 1939; Краснов и др., 1979; Кожевников, 1988; Фролов, Полетаева, 1999; Бялт, 2004а].

К настоящему времени представители рода *Rhodiola* встречаются в горах Центральной и Западной Европы (Пиренеи, Альпы, Судеты, Карпаты), на Урале, в Тарбагатае, на Крайнем Севере европейской части России, в Карелии, Западной (Алтай, Саяны) и Восточной Сибири, на севере Красноярского края, в Якутии и на российском Дальнем Востоке (включая Сахалин, Камчатку и Курилы), в Казахстане, Средней Азии, Монголии, Китае, Тибете, Гималаях, на северных Японских островах, на атлантическом и тихоокеанском побережье Северной Америки. Виды рода *Rhodiola* встречаются в тундрах и арктических пустынях, представляя северную границу распространения суккулентов в целом [Борисова, 1939; Положий, Суков, 1972, 1976; Суков, 1973; Нухимовский, 1975; Атлас ареалов..., 1976; Соболевская, 1985; Положий и др., 1985; Андреева и др., 1987; Саратиков, Краснов, 1987; Фролов, Полетаева, 1998; Бялт, 2004а; Ohba, 1989].

Виды рода не обнаружены в Индии [Кожевников, 1988]. Отсутствуют виды рода *Rhodiola* и на Кавказе, что связано с удаленностью от охваченных влиянием ледника территорий. Наибольшее число видов рода *Rhodiola* (44 из 50) сосредоточено в Восточно-Гималайской провинции Восточно-Азиатской флористической области [Гончарова, 2000; Ohba, 1989].

Основной центр распространения видов рода на территории бывшего СССР – горы Южной Сибири (Алтай, Кузнецкий Ала-тау, Западные и Восточные Саяны, Восточный Казахстан), Тувы и Забайкалья [Саратиков, Краснов, 1987, 2004; Соболевская, 1991; Некратова и др., 1991, 2004].

На Урале встречаются четыре вида рода *Rhodiola* – *R. rosea*, *R. arctica*, *R. iremelica* и *R. quadrifida*.

Распространение *R. rosea* (sensu lato) самое широкое в роде и охватывает арктические и субарктические регионы как Нового, так и Старого Света в Циркумбореальной и Восточно-Азиатской флористических областях [Ohba, 1989]. Встречается вид в горах Центральной Европы, на Урале, Крайнем Севере, в Казахстане, Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке [Флора..., 1961; Краснов, 1990; Гончарова, 2000; Саратиков, Краснов, 2004].

R. rosea на Урале произрастает от Среднего Урала до Арктического побережья. Наиболее южные пункты распространения – в гольцах Конжакковского и Косьвинского камней, по берегам рек Лозьвы, Вишеры, Чусовой, Косьвы, Усьвы и др. [Игошина, 1966; Вернигор, Лебедева, 1990; Фролов, Полетаева, 1994; Пережогин, 1995; Лавриненко и др., 1998].

Миграция *R. rosea* на Урал связана с ледниковым периодом. Ю.М. Фролов и И.И. Полетаева [1998] относят *R. rosea* к перигляциальным реликтам горного происхождения, П.Л. Горчаковский [1975] считает, что вид может быть отнесен к перигляциальным реликтам арктической флоры. Не исключается “смыкание” на Урале двух путей миграции вида, что подтверждается встречей на Северном Урале популяций с арктическим феном [Фролов, Полетаева, 1998].

Становление *R. rosea* произошло в плиоцене в высокогорьях Южной Сибири в период ксерофитизации мезофильной третичной флоры. Вид вошел в комплекс аридной флоры, ядро которой составили нагорные ксерофиты, адаптированные к перенесению физической и физиологической засухи [Фролов, Полетаева, 1998]. В плейстоцене в период максимальных оледенений *R. rosea* по Казахскому мелкосопочнику проникает в перигляциальную зону и далее мигрирует в долготном направлении – на запад до Кольского полуострова и Скандинавии и на восток до Северо-Восточной Сибири и Северной Америки. В Арктику вид проникает по горным хребтам Приенисейской и Восточной Сибири [Саратиков, Краснов, 1987] или по долинам Енисея, Лены и Индигирки, где в своем распространении и миграции он был связан со скальными и моренными экотопами [Фролов, Полетаева, 1998]. С потеплением и таянием ледников произошла дизъюнкция перигляциального ареала *R. rosea*, в том числе возникает изолированный ареал в пределах Южного Урала. В период термического максимума в голоцене произошла преадаптация вида к новым условиям, приведшая к образованию нового вида *R. iremelica*, который, по мнению П.Л. Горчаковского [1954], является молодым эндемиком, сформировавшимся в послеледниковое время.

В настоящее время *R. iremelica* встречается в горно-тундровых сообществах в комплексе с плейстоценовыми реликтами арктической флоры (*Lloydia serotina*, *Arctous alpina*, *Bistorta vivipara*, *Dryas octopetala*, *Pedicularis oederi*) и в горно-степных сообществах с перигляциальными реликтами конца плейстоцена – начала голоцена скального и горно-степного азиатского происхожде-

ния (*Orostachys spinosa*, *Sedum hybridum*, *Potentilla sericea*, *Bupleurum multinerve*).

R. iremelica на Южном Урале встречается на хребтах Ма-шак, Крыкты, горах Ямантау, Большой Шелом и Поперечная (хребет Зигальга), Малый и Большой Иремель, Арвяк-Рязь, Большой Шатак [Борисова, 1939; Красная..., 1987, 2001; Мул-дашев, 1985; Кучеров и др., 1987; Определитель ..., 1989]. На Среднем Урале вид отмечен в подгольцовом поясе горы Басег и в лесном поясе на обнажениях известняков по р. Косье близ Губахи, на хребте Уренга [Игошина, 1966; Определитель сосу-дистых..., 1994]. По литературным данным [Игошина, 1966; Ареалы лекарственных и ..., 1990], встречается *R. iremelica* и на Северном Урале.

RHODIOLA IREMELICA В ЕСТЕСТВЕННЫХ МЕСТАХ ОБИТАНИЯ

Глава 5

ЭКОЛОГИЯ, ФИТОЦЕНОЛОГИЯ

Виды рода *Rhodiola* произрастают на верхнем пределе рас-пространения цветковых растений, достигая в Гималаях 5400 м над ур. моря и не спускаясь ниже 1200 м над ур. моря, “большин-ство ее видов населяют открытые склоны гор с неразвитым рас-тительным покровом и весь облик растений свидетельствует об их адаптации к суровым условиям обитания” [Кожевников, 1988].

На Южном Урале *R. iremelica* достигает 1500 м над ур. моря и выше, поднимаясь в горно-тундровый пояс. Самые низкогорные популяции можно встретить на высоте около 300 м над ур. моря в лесном поясе.

Экологические и фитоценотические характеристики мест обитания *R. iremelica* на Южном Урале представлены в ряде ра-бот [Горчаковский, 1975; Ишбирдин и др., 1996; Ишмуратова, 2002а, 2004а].

На Южном Урале *R. iremelica* произрастает в зоне умеренно холодного и влажного климата, где годовая сумма осадков соста-вляет в среднем 500–800 мм, а среднегодовая температура возду-ха составляет 2,5–2,8° [Почвы Башкирии..., 1973; Гареев, 2001]. Подробная климатическая и физико-географическая характери-стика районов исследования представлена в гл. 1.2.

R. iremelica приурочена к бедным горно-тундровым и горно-луговым органно-щепнистым почвам, в которых содержится зна-чительное количество валового и легкогидролизующего азота, фосфора, калия и в меньшей степени кальция и магния [Котов, 1947; Цветаев, 1960; Почвы Башкирии..., 1973; Мукатанов, 1982, 1986; Шарафутдинов, 1983].

Различия в природно-климатических условиях высокогорий и низкогорий Южного Урала существенны. Эти природно-климатические условия наложили отпечаток на особенности биологии *R. iremelica* и привели к формированию различных экотипов, анатомо-морфологические характеристики которых подробно даны в гл. 8.

Самые высокогорные и северные из исследованных нами ценопопуляции (1, 2) *R. iremelica* обитают на территории горного массива Ирмель в наиболее увлажненной и холодной зоне Южного Урала. Экологическими факторами, определяющими жизненный ритм *R. iremelica*, являются суточные перепады температур, инсоляция, периодические летние снегопады, умеренное увлажнение, короткий вегетационный период, а также бедный питательными веществами маломощный почвенный покров. Климатические характеристики обитания высокогорных ценопопуляций *R. iremelica* наиболее близки к таковым *R. rosea*. В этих условиях формируется экотип с выраженными криоморфными и склероморфными чертами [Ишмуратова, 2004а,б].

В низкогорных и горных районах Южного Урала, где обитают остальные исследованные ценопопуляции, выпадает значительно меньше осадков, выше среднегодовая температура, увеличивается продолжительность безморозного периода в году. Здесь формируется экотип с выраженными ксероморфными и суккулентными чертами [Ишмуратова, 2004а,б].

Наиболее типичными местообитаниями *R. iremelica* на Южном Урале являются сообщества ассоциации *Rhodiolo-Caricetum ensifoliae* Ishbirdin et al. 1996 (союз *Anemonastro-Festucion ovinae* Chytry et al. 1993, порядок *Juncetalia trifidi* Daniels 1994, класс *Caricetea curvulae* Br.-Bl. 1948), которые описаны на плато сопки Большого и Малого Ирмеля (рис. 1, 2). В этой ассоциации *R. iremelica* – характерный вид [Ишбирдин и др., 1996]. Эти сообщества относили также к травяно-моховым тундрам и описывали как осоково-ритидиевые пятнистые тундры наиболее возвышенных частей Южного Урала [Горчаковский, 1975]. Здесь *R. iremelica* предпочитает незадерненные участки краев каменных котлов и гряд, а также глинисто-щебнистые пятна. Как правило, корневища уходят в почву вдоль камней, где условия увлажнения более благоприятны для *R. iremelica*. Константными, сопутствующими *R. iremelica* видами являются *Anemonastrum biarmense*, *Bistorta major*, *B. vivipara*, *Campanula rotundifolia*, *Carex rupestris*, *Festuca igoschiniae*, *Lagotis uralensis*, *Lloydia serotina*, *Pachypleurum alpinum*, *Pedicularis oederi* и др.

Рис. 1. Обоеполая особь *R. iremelica* в фазе цветения в горно-тундровом сообществе (1575 м над ур. моря)



R. iremelica с невысоким постоянством отмечена в горно-тундровых сообществах с доминированием *Carex rupestris* и *Dryas octopetala* (сообщества *Lagotis uralensis-Carex rupestris* и *Lagotis uralensis-Dryas octopetala* дивизиона аркто-альпийской растительности *Cetrario-Bistortea viviparae*), которые приурочены к малоснежным и бесснежным зимой элементам рельефа с дренированным субстратом из щебня и мелкозема.



Рис. 2. Прегенеративные особи *R. iremelica* в фазе вегетации в горно-тундровом сообществе

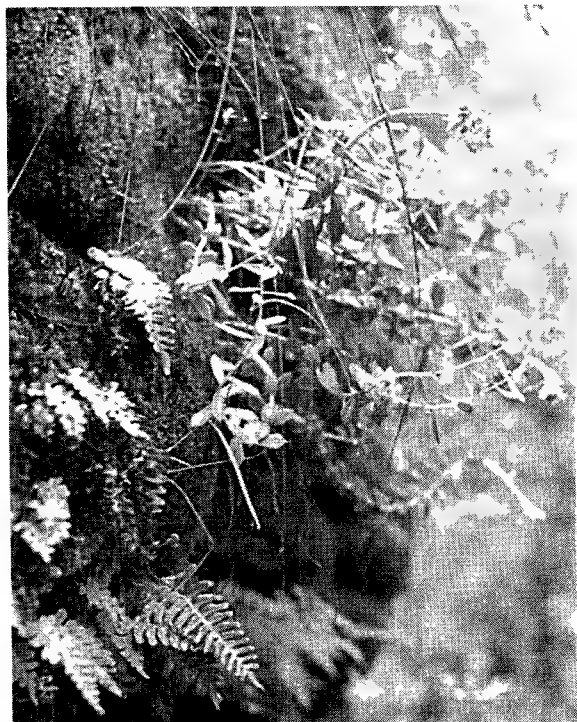


Рис. 3. Функционально-мужская особь *R. iremelica* в фазе окончания цветения в сообществах затененных скал (300 м над ур. моря)

Между сопками Малого Иремеля в подгольцовом поясе *R. iremelica* встречается на каменистых участках среди высоко-травных лугов подсоюза *Diantho-Bistortenion majoris* Ishbirdin et al. 1996 союза *Calamagrostion villosae* Pawl. et al. 1928 порядка *Calamagrostietalia villosae* Pawl. et al. 1928 класса *Mulgedio-Aconitetea* Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944, сложенных такими видами, как *Achillea millefolium*, *Aconogonon alpinum*, *Anemonastrum biarmense*, *Bistorta major*, *Campanula rotundifolia*, *Dianthus superbus*, *Geranium sylvaticum*, *Sanguisorba officinalis*, *Solidago virgaurea*, *Veratrum lobelianum* и др.

В верхнем лесном поясе горного массива Иремель *R. iremelica* обнаружена на валунах и расщелинах вдоль ручья Тыгын (Большой Иремель). Местобитания отличаются от прочих затенением и сильным увлажнением. Ручей течет среди елового леса с примесью березы пушистой. Рядом с *R. iremelica* соседствуют *Calamagrostis landsdorffii*, *Cardamine amara*, *Carex* spp., *Ligularia*



Рис. 4. Собственно женская особь *R. iremelica* в фазе плодоношения в сообществах затененных скал

sibirica и др. Высокое обилие имеют мезогигрофильные мхи. Аналогичные влажные приручьевые условия обитания типичны для *R. rosea* на Алтае.

На хребтах Урал-Тай и Крыкты *R. iremelica* является элементом сообществ тенистых скал союза *Cystopteridion* Richard 1972 порядка *Potentilletalia caulescentis* Br.-Bl. in Br.-Bl. et Jenny 1926 класса *Asplenietea trichomanis* (Br.-Bl. in Meier et Br.-Bl. 1934) Oberd. 1977 (рис. 3, 4). Здесь *R. iremelica* сопутствуют *Campanula rotundifolia*, *Cystopteris fragilis*, *Poa nemoralis*, *Polypodium vulgare*, *Saxifraga sibirica* и др. Кроме того, здесь вид нередко встречается в покрове остепненных редкостойных петрофитных сосново-березово-лиственничных лесов порядка *Astero alpini-Laricetea sibiricae* Ermakov et I. Korotkov in Ermakov et al. 1992 класса *Rhithidion rugosi-Laricetea sibiricae* K. Korotkov et Ermakov 1993 (рис. 5). Кроме *R. iremelica*, здесь встречаются *Aster alpinus*, *Festuca pseudovina*, *Galium verum*, *Orostachys spinosa*, *Sedum hybridum*, *S. telephium*, *Thalictrum foetidum*, *Thymus* sp., *Veronica incana*, *Woodsia ilvensis* и др.

Встречается *R. iremelica* на сухих открытых солнцу скальных выходах (рис. 6). Здесь ей сопутствуют *Festuca pseudovina*, *Aster alpinus*, *Bupleurum multinerve*, *Potentilla chrysantha*, *Koeleria sclerophylla*, *Allium rubens* и др.



Рис. 5. *R. iremelica* в фазе плодоношения в горно-степном сообществе



Рис. 7. Функционально-мужская особь *R. iremelica* в фазе окончания цветения на скальной террасе



На террасированных скалах (рис. 7, 8) в условиях умеренного затенения и достаточного увлажнения *R. iremelica* находит оптимальные условия для роста. Среди прочих видов здесь обычны *Calamagrostis arundinacea*, *Aconogonon alpinum*, *Rubus idaeus*, *Bisrorta major*, *Sanguisorba officinalis*.

Ценопопуляции *R. iremelica* описаны нами также на россыпях камней и замшелых валунах под пологом березовых с примесью лиственницы

Рис. 6. Собственно женская особь *R. iremelica* в фазе плодоношения на сухих освещенных скалах (800 м над ур. моря)

Хорошо видны вегетативно-репродуктивные побеги прошлого года вегетации



Рис. 8. Собственно женская особь *R. iremelica* в фазе плодоношения на скальной террасе



Рис. 9. Функционально-мужская особь *R. iremelica* в фазе цветения на валунах под пологом леса

сибирской лесов на северных и западных склонах вершин хребтов Урал-Тау и Крыкты. Травяной ярус этих сообществ сложен видами порядка *Adenostyletalia* G.Br.-Bl. et J.Br.-Bl. 1931 (класс *Mulgedio-Aconitetea* Hadac et Klika in Klika et Hadac 1944) – *Aconitum septentrionale*, *Cicerbita alpina*, *Cirsium heterophyllum*, *Aconogonon alpinum*, *Geranium sylvaticum*, *Lilium martagon*, *Milium effusum*, *Rubus idaeus*, *Senecio nemorensis* и др. (рис. 9).

Встречаемость *R. iremelica* и *R. rosea* в различных экотопах представлена в табл. 8. Таблица составлена по материалам, представленным в литературе [Борисова, 1939; Суров, 1965, 1973; Положий, Суров, 1972; Ревякина, 1973; Степанов, Крылов, 1973; Нухимовский, 1974; Атлас ареалов..., 1976; Положий, Ревякина, 1976; Казаринова, 1975, 1977; Ким, 1976, 1977, 1999; Бреслина, 1977; Андреева, 1979; Положий и др., 1985; Андреева и др., 1987; Некратова и др., 1991, 1992; Фролов, Полетаева, 1994, 1998; Пережогин, 1995; Морозова и др., 1997; Лавриненко и др., 1998], а также по материалам наших совместных с А.Р. Ишбирдиным исследований в районах Горного Алтая и Южного Урала.

Встречаемость *R. rosea* и *R. iremelica* в различных экотопах

Экотоп	Вид						
	<i>R. rosea</i>						
	Арктическое побережье	Урал			Северный	Алтай, Южная Сибирь	Саяны, Куз- нецкий Алатау
		Полярный	Приполярный	Урал			
Прибрежный	+++						
Скальный	+++	++	++		+	+	++
Притеррасный	++	++	++		+		
Горно-тундро- вый		++	+++	+++	+++	+++	++
Плакорный		+	+				
Островной		+	+		+++		
Приручейной		+	+	++	+++	+++	±
Подгольцовый			++	++	+++	+++	
Горно-лесной			+		+	+	±
Горно-степной							+
Скальные тер- расы							++

Примечание. Встречается: (++++) — очень часто, (++) — часто, (+) — редко, (±) — очень редко.

Примечание. Встречается: (+++) – очень часто, (++) – часто, (+) – редко, (±) – очень редко.

Таким образом, *R. iremelica* в отличие от *R. rosea* обитает в относительно более сухих и теплых местах. На Южном Урале *R. iremelica* наиболее часто встречается в горно-тундровых, горно-скальных и горно-степных экотопах, где формирует разные экотипы.

Глава 6

ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ

Исследователи, изучавшие адаптивные стратегии аркто-альпийских видов [Горчаковский, 1955; Тихомиров, 1973; Нухимовский, 1974, 1975; Мазуренко, 1986; Фролов, Полетаева, 1998; и др.], указывают на эколого-биологическую специфику этих растений, выражающуюся в активном и пассивном приспособлении их к суровым условиям обитания.

Почки возобновления высокогорных травянистых растений защищены от холода почечными чешуями или отмершими листьями; надземные органы (побеги и листья) в большинстве случаев вегетируют в течение короткого периода и осенью отмирают; присутствуют два способа размножения – вегетативный и семенной; способность к подснежному росту и развитию в теплые дни осенью и весной; естественная яровизация семян; сжатость сроков вегетации и быстрота развития генеративных побегов, а также органов цветения и плодоношения. Для аркто-альпийских видов характерно преобладание анемофилии над другими способами разноса пыльцы, наличие самоопыления, преобладание анемохории и гидрохории над другими способами распространения зачатков. Как правило, это невысокие приземистые растения, с малой биологической продуктивностью, корневая система которых расположена в верхнем горизонте почвы.

Еще одна особенность высокогорных растений заключается в стремлении уменьшить активную при сильных ветрах транспирацию. Поэтому высокогорные растения как психрофилы имеют особые приспособления к условиям физиологической засухи: войлочное опушение листьев, их скрученность по краям или свернутость в трубку, а также наличие хорошо развитой водоносной ткани. У растений, обитающих в столь экстремальных условиях, как правило, преобладает углеводный обмен над азотным. Все указанные приспособления позволяют растениям довольствоваться минимальным количеством тепла зимой и летом и выступать в качестве микротермов (криофитов).

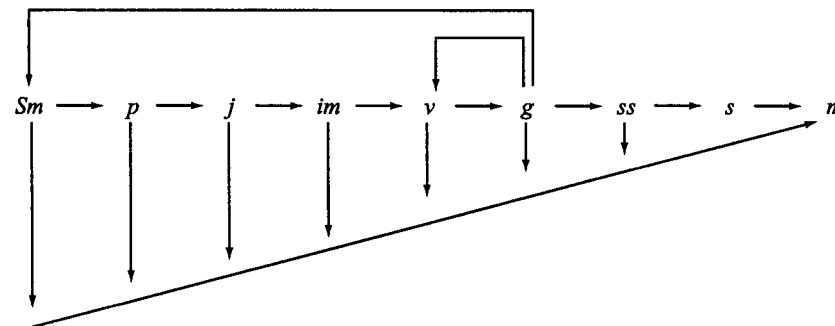


Рис. 10. Схема онтогенеза *R. iremelica* на Южном Урале

Sm – семена, p – проростки, j – ювенильное, im – имматурное, v – виргинильное, g – генеративное, ss – субсенильное, s – сенильное, m – отмершее

Растения высокогорий обладают тенденцией увеличения продолжительности жизни. Длительность жизни Т.А. Работнов [1950] связывает с продолжительностью виргинильного периода развития в онтогенезе и поздним вступлением в генеративное состояние.

R. iremelica имеет комплекс адаптивных к экстремальным условиям произрастания признаков, проявляя черты патиентности, или стресс-толерантности [Раменский, 1971; Grime, 1979]. Растения обладают низкой скоростью роста, при стрессовых условиях приостанавливают ростовые процессы и легко переходят в состояние покоя.

R. iremelica – многолетнее травянистое поликарпическое безрозеточное короткокорневищное растение, гемикриптофит. Относится к отделу “наземные травы” с ассимилирующими побегами суккулентного типа [Бялт, 2004б]. Ризом плагиотропный, почти полностью погружен в почвенный субстрат. Длина и степень разветвления корневища и корней зависят не только от возрастного состояния [Ишмуратова, Сацыперова, 1998], но и от условий местообитания и варьируют в широких пределах [Ишмуратова, 2004а,б].

В горно-тундровых и горно-степных экотопах преобладает короткостержневая многоглавая форма, в горно-лесных – форма с горизонтальным корневищем, в скальных экотопах – короткостержневая многоглавая и вертикальнокорневищная с придаточными корнями, в приручьевых экотопах – кистекорневая с обилием придаточных корней. В ходе онтогенеза в условиях интродукции жизненная форма *R. iremelica* также меняется (см. гл. 11).

Разнообразие жизненных форм в зависимости от характера и степени развития главного корня и корневищ в различных условиях произрастания описано также для *R. rosea* [Положий, Ревякина, 1976; Москвина, 1978; Фролов, Полетаева, 1998].

Представленная на рис. 10 схема онтогенеза *R. iremelica* свидетельствует о мультивариантности развития с неглубоким омоложением. Генеративные особи после обильного плодоношения или в результате нормальной партикуляции переходят во взрослое вегетативное состояние, в котором могут находиться от одного года до нескольких лет. Периоды онтогенеза и возрастные состояния *R. iremelica* подробно описаны в гл. 11.

Темпы развития особей зависят от условий обитания. Длительным прегенеративным периодом и продолжительным онтогенезом (до нескольких десятков лет) характеризуются особи высокогорных горно-тундровых популяций. В горных и низкогорных популяциях длительность прохождения онтогенеза уменьшается. Самым ранним вступлением, на втором году жизни, в генеративное состояние характеризуются особи *R. iremelica*, интродуцированные семенами в условия Башкирского Предуралья [Ишмуратова, Сацыперова, 1998].

В биологии размножения *R. iremelica* присутствуют половой и бесполой способы.

Учитывая наличие растений с обоеполыми и однополыми цветами, можно предположить, что образование семян, вероятно, связано с разными типами опыления (автогамией и ксеногамией). По-видимому, и способы опыления у вида тоже могут быть разными (энтомофилия и анемофилия).

Вегетативное размножение (бесполое) осуществляется при нормальной, травматической и сенильной партикуляции. Образование партикул наблюдается в генеративном периоде развития. Травматическая партикуляция происходит при сборе корневищ, а также возможна при камнепадах и сходе снега в скальных ценопопуляциях.

Аналогичные способы вегетативного размножения отмечают и для *R. rosea* [Ревякина, 1973; Нухимовский, 1974, 1975, 1997; Казаринова, 1977; Андреева и др., 1987; Ткачик, 1994; Некратова и др., 2004].

Возобновление в естественных местах обитания *R. iremelica* (на Южном Урале) и *R. rosea* (на Алтае) не происходит на субстратах, содержащих отмершие и неразложившиеся ткани материнских растений, хотя эти виды предпочитают органогенно-щебнистые почвы с высоким содержанием органических веществ. Аналогичные наблюдения за возобновлением *R. rosea* на Приполяр-

ном Урале проведены Ю.М. Фроловым и И.И. Полетаевой [1994, 1998]. Авторами показано, что в ценопопуляциях, обитающих на субстратах, содержащих неразложившиеся остатки материнских растений, отсутствуют прегенеративные растения. К таким популяциям относятся высокогорные, в которых разложение тканей отмерших побегов из-за низких температур почвы и воздуха происходит медленно. Вследствие этого вблизи материнских растений, как правило, прорастания семян не наблюдается.

Известно, что в отмерших тканях *R. rosea* сохраняется достаточно высокое содержание салидрозида (0,69–1,31%) [Некратова и др., 1992], который, по-видимому, является одним из элементов, определяющих фитогенное поле растения, и выступает как вещество, участвующее во внутривидовых взаимодействиях в качестве аутоингибитора адаптации, поддерживая численность и плотность популяции (см. гл. 17).

Элементом адаптации растений к условиям высокогорий является высокое содержание фенольных соединений, которые выполняют экорегуляторную функцию. Надземные и подземные органы *R. iremelica* и *R. rosea* богаты фенольными соединениями, защищающими растения от действия интенсивной солнечной радиации и низких температур (см. гл. 3, гл. 17).

R. iremelica начинает вегетировать еще под снегом. Вегетационный период начинается в мае–июне и длится 2,5–3,5 мес. В условиях высокогорий вегетационный период длится 90–110 дней. Начало и длительность вегетационного периода зависят от экотопа, в котором обитает вид. В южных и низкогорных ценопопуляциях начало вегетации приходится на вторую декаду апреля–май, в высокогорных – на первую-вторую декаду июня, когда устанавливаются положительные температуры в корнеобитаемом слое почвы (0,3–0,5°). Нередко в высокогорных горно-тундровых экотопах снег может лежать до конца июня.

Активный рост побегов и быстрый их переход к цветению наблюдаются сразу после стаивания снега. Фаза цветения приходится на последнюю декаду мая–вторую и третью декады июня при нагревании корнеобитаемой толщи почвы до 13–15°. Распускание цветков в соцветии и переход побегов к цветению у особи неравномерное. Это позволяет сохранить некоторую долю репродуктивных структур при наступлении поздних заморозков. Соцветия, перешедшие к фазе плодоношения, как правило, устойчивы к действию низких температур.

Короткий вегетационный период диктует необходимость быстрого прохождения фенофаз. Сроки плодоношения также растянуты и зависят от условий обитания. В среднем плодоношение наблюда-

ется в конце июля при нагревании корнеобитаемого слоя почвы до 16–19°. Окончание вегетации приходится на конец августа–начало сентября. В начале сентября на высоких вершинах (гора Ямантау, горный массив Иремель, хребет Зигальга) уже ложится снег.

Скорость протекания митотического цикла *R. iremelica*, по-видимому, также определяется экстремальными условиями обитания. В результате проведенных цитогенетических исследований в мери-стемах проростков обнаружено незначительное число метафаз и анафаз, что свидетельствует о замедленных процессах клеточного деления или о быстром прохождении фаз митоза [Ишмуратова, Лихонос, 1995].

Глава 7

ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ

Одна из важнейших характеристик популяций растений – демографическая. Элементами демографии ценопопуляции являются не только ее возрастные характеристики, определяющиеся способом и условиями размножения вида, но и половой состав ценопопуляции, а также семенная продуктивность растений.

7.1. Численность, плотность и возрастные спектры ценопопуляций

Численность особей *R. iremelica* в исследованных ценопопуляциях зависит от характера экотопа и занимаемой ценопопуляцией площади. Число особей варьирует от нескольких сотен в горно-тундровых и скальных ценопопуляциях до десятков экземпляров в горно-степных и скальных ценопопуляциях и десятка в приручьевой ценопопуляции (31 особь в ценопопуляции 2).

Высокая плотность особей наблюдается в скальных (террасированные скалы) и степных ценопопуляциях (5–10 экз./м²), средняя – в горно-лесных и некоторых скальных (1–3 экз./м²), низкая (менее 1 экз./м²) – в горно-тундровой и приручьевой.

К примеру, на Северном Урале плотность особей *R. rosea* в различных ценопопуляциях в пересчете на 100 м² составляет от 27 до 121 особи [Пережогин, 1995]. Самая низкая плотность *R. rosea* (27–35 особей на 100 м²) также отмечена в горно-тундровых ценопопуляциях.

Таблица 9

Возрастной спектр ценопопуляций *R. iremelica*
на Южном Урале (1999–2001 гг.)

Номер цено- популяции	Возрастное состояние, %						
	<i>p</i>	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>	<i>ss</i>	<i>s</i>
1	1,9	0	7,5	43,4	34,0	1,9	11,3
2	0	0	0	0	0	16,1	83,9
3	0	0	2,9	11,4	28,6	48,6	8,5
4	0	11,5	11,5	5,8	28,8	21,2	21,2
5	0	0	8,8	5,9	17,6	8,9	58,8
6	0	31,0	3,5	3,4	6,9	17,3	37,9
7	0	24,2	15,1	15,1	15,1	12,1	18,4
8	0	8,8	0	29,4	41,1	11,8	8,9
9	0	2,5	12,3	21,3	14,7	19,7	29,5
10	0	0	18,2	27,3	31,8	9,1	13,6
11	0	12,5	9,3	3,1	25,0	31,3	18,8

В результате интенсивных заготовок сырья встречаемость *R. iremelica*, а также численность и плотность особей в некоторых ценопопуляциях катастрофически уменьшаются. Так, по данным Р.А. Вернигор и В.В. Лебедевой [1990], в ценозах горы Малый Иремель *R. iremelica* имела плотность в 1984 г. – 0,24, а в 1988 г. – 0,09 экз./м². За период наших наблюдений с 1990 до 2001 г. в горном массиве Малый и Большой Иремель полностью исчезли некоторые субпопуляции *R. iremelica*. Причина заключается в заготовке и сборе корневищ браконьерами и туристами – по горному массиву Иремель проходят пешие и конно-верховые организованные и неорганизованные туристские маршруты.

Для *R. iremelica* выявлено несколько типов возрастных спектров, зависящих от условий обитания ценопопуляций (табл. 9) [Ишмуратова, 2004а,б]. Неполночленность возрастных спектров преобладающего большинства исследованных ценопопуляций *R. iremelica* связана с отсутствием проростков и ювенильных особей. Отсутствие в составе ценопопуляций младшей возрастной группы может быть связано с рядом причин. Во-первых, на момент исследования проростки могут выпасть из состава сообщества, поскольку для молодых возрастных групп характерна высокая смертность. Во-вторых, отсутствие проростков и ювенильных особей в возрастном составе скальных и приручьевой ценопопуляций свидетельствует о слабой интенсивности семенного возобновления, связанной с характером местообитания и (или) смывом семян дожде-

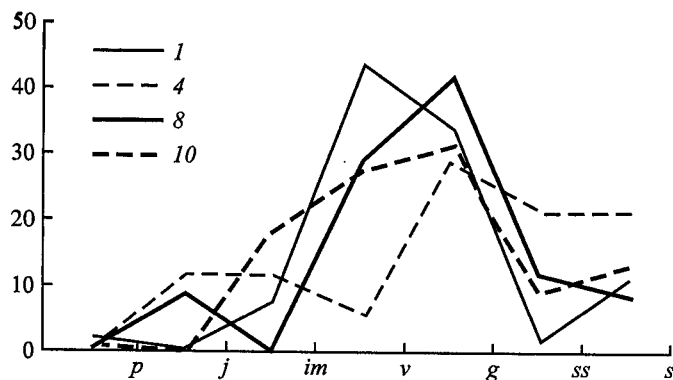


Рис. 11. Возрастные спектры горно-тундровой (1) и горно-степных (4, 8 и 10) ценопопуляций *R. iredelica* на Южном Урале

По оси абсцисс – возрастные группы; по оси ординат – доля особей различных возрастных групп, % от общего числа особей

выми и внешними факторами. В-третьих, причиной отсутствия прегенеративных особей может быть изъятие плодоносящих особей из состава популяции до семенификации. Одной из причин отсутствия растений младшей возрастной группы в составе ценопопуляций может быть нерегулярность плодоношения, связанная с погодными условиями в периоды закладки генеративных органов и цветения.

Одновершинными симметричными, нормальными и полночленными возрастными спектрами характеризуются горно-тундровая (1) и горно-степные (4, 8, 10) ценопопуляции, абсолютные максимумы которых приходятся на виргинильные или генеративные особи (рис. 11). Эти ценопопуляции наиболее жизнеспособны.

Аналогичные возрастные спектры с преобладанием прегенеративных растений отмечены для горно-тундровых ценопопуляций *R. rosea* на Приполярном Урале [Морозова и др., 1997].

В высокогорной горно-тундровой ценопопуляции (1) в условиях короткого вегетационного периода, низких летних температур происходит замедление темпов онтогенетического развития особей *R. iredelica*. Здесь наблюдается высокий процент виргинильных особей (43,4% от общего числа особей и 56,1% от числа взрослых особей). Около половины виргинильных особей являются временно не цветущими, женскими, что мы определили по остаткам плодоносящих побегов предыдущего года вегетации.

Скальные ценопопуляции *R. iredelica* характеризуются двувершинными спектрами с преобладанием ювенильных (ценопопуляции 6 и 11), субсенильных (ценопопуляции 3, 9 и 11) и сенильных (ценопопуляции 5, 6 и 9) особей (рис. 12). Высокое содержание в

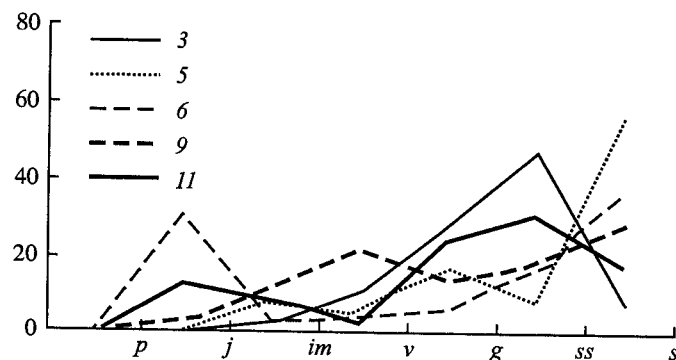


Рис. 12. Возрастные спектры скальных ценопопуляций (3, 5, 6, 9, 11) *R. iredelica* на Южном Урале

Ост. обозн. см. рис. 11

возрастном спектре прегенеративных особей характерно для террасированных скал (ценопопуляции 6 и 11). Относительно высокая численность прегенеративных особей в составе этих ценопопуляций свидетельствует либо о благоприятных для семенного размножения предыдущих годах, либо о высокой смертности особей при переходе в более старшие возрастные состояния в результате недостаточности условий для развития растений в скальных экотопах.

Большая доля старых и незначительное число прегенеративных особей в ценопопуляциях на отвесных скалах (ценопопуляции 3, 5 и 9) связаны, по-видимому, с ограниченным пространством для закрепления растений и слабой эффективностью в этих условиях семенного возобновления.

В целом скальные ценопопуляции с двувершинными возрастными спектрами можно рассматривать как инвазионно-регрессивные, или переходные, в которых интенсивно протекают процессы новообразования и отмирания.

Горно-лесная ценопопуляция (7) характеризуется одновершинным левосторонним возрастным спектром с преобладанием ювенильных особей, тогда как все остальные возрастные состояния представлены примерно в равных соотношениях (15,1–18,8%) (рис. 4).

Для приречевой ценопопуляции (2) характерен неполночленный правосторонний спектр с преобладанием субсенильных и сенильных особей (рис. 13). Эта ценопопуляция является регрессивной и находится на грани исчезновения.

Семенное возобновление в ценопопуляции 2 осложняется смывом семян сильными водными потоками в период летних и осенних

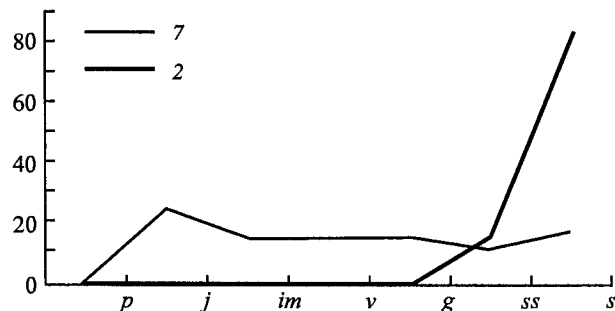


Рис. 13. Возрастные спектры горно-лесной (7) и приручевой (2) ценопопуляций *R. iremelica* на Южном Урале
Ост. обозн. см. рис. 11

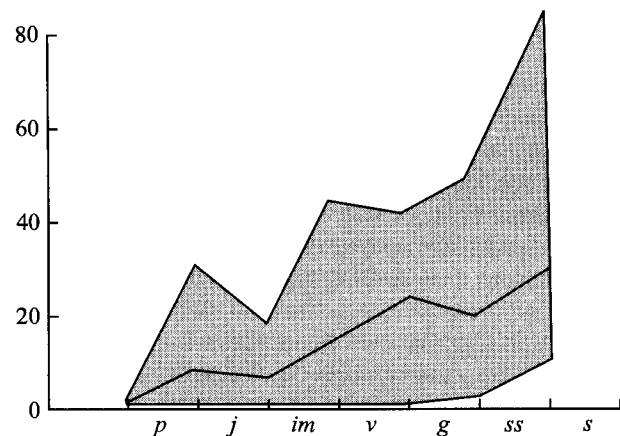


Рис. 14. Базовый возрастной спектр ценопопуляций *R. iremelica* на Южном Урале

По оси абсцисс – возрастные группы; по оси ординат – минимальные, максимальные и средние доли особей различных возрастных групп, % от общего числа особей

дождей. Вегетативное самоподдержание ценопопуляции также затруднено, поскольку особи размещаются во впадинах валунов и между валунами, где ограничен объем корнеобитаемого субстрата.

На Приполярном Урале, по данным Ю.М. Фролова и И.И. Полетаевой [1998], приручевые ценопопуляции *R. rosea* также наименее благополучны.

Базовый возрастной спектр *R. iremelica* на Южном Урале нормальный, полночленный, двувёршинный, правосторонний, в котором максимумы приходятся на генеративные и сенильные

особи – $p(0,2)$; $j(8,2)$; $im(8,1)$; $v(15,1)$; $g(22,1)$; $ss(18,0)$; $s(28,3)$. Зона базового спектра широкая (рис. 14).

Для сравнения демографической ситуации в ценопопуляциях видов рода *Rhodiola*, по данным Ю.М. Фролова и И.И. Полетаевой [1998], нами рассчитан базовый возрастной спектр *R. rosea* на Приполярном Урале. Базовый возрастной спектр *R. rosea* нормальный, полночленный, двувёршинный, максимумы приходятся на состояния проростков и молодое генеративное – $p_1(3,8)$; $p_2(6,5)$; $j(2,7)$; $im(2,3)$; $v(22,0)$; $g_1(29,0)$; $g_2(9,1)$; $g_3(0,7)$; $s(0,1)$. Еще одна характерная особенность базового возрастного спектра *R. rosea* на Приполярном Урале – минимальная доля сенильных особей. Близкий к этому базовый возрастной спектр выявлен для *R. rosea* и на Северном Урале [Пережогин, 1995].

В целом в северной части Урала условия поддержания возрастного состава популяций видов рода *Rhodiola* более благоприятны, чем в южной. Хотя на Южном Урале в отдельных местобитаниях возрастные спектры ценопопуляций *R. iremelica* близки таковым на Северном и Приполярном Урале. К таким ценопопуляциям на Южном Урале относятся горно-степные (4, 8 и 10) и горно-тундровая (1).

7.2. Половой состав ценопопуляций

Половой состав ценопопуляций *R. iremelica* зависит, вероятно, от многих причин, среди которых невозможность определения пола временно не цветущих особей, а также преобладание вегетативного способа размножения в некоторых ценопопуляциях, что существенно отражается на выявленном соотношении полов. Не последнее место занимают влияющие на соотношение полов в ценопопуляциях макроклиматические условия.

Ранее нами установлено наличие у *R. iremelica* функционально-мужских, собственно женских и обоеполых цветков [Ишмуратова, 1996; Ишмуратова, Сацыперова, 1998]. Каждая особь имеет побеги с однотипными в половом отношении цветками. Для *R. rosea* на Печорском Урале показано наличие пяти типов цветков: тычиночных, функционально-тычиночных, обоеполых, функционально-пестичных, пестичных [Фролов, 1999], на юге Приполярного Урала трех типов: обоеполых, мужских и женских [Фролов, 2001].

Выявлена зависимость соотношений численности функционально-мужских и собственно женских особей *R. iremelica* от условий местообитания (табл. 10). При переходе от северных высокогорных ценопопуляций (1 и 2) к южным горным и низкогор-

Половой состав ценопопуляций *R. iremelica*
на Южном Урале (1999–2001 гг.)

Номер цено- популяции	Тип цветков, %		
	функционально- мужские	собственно женские	обоеполые
1	5,9	23,5	70,6
2	0	50,0	50,0
3	46,4	53,6	0
4	66,6	29,7	3,7
5	44,4	11,2	44,4
6	57,1	28,6	14,3
7	66,6	33,4	0
8	61,1	38,9	0
9	84,6	15,4	0
10	22,2	44,5	33,3
11	52,6	42,1	5,3

ным (3–11) наблюдается тенденция увеличения доли функционально-мужских особей и снижение доли собственно женских и обоеполых особей. В горных и низкогорных ценопопуляциях соотношение собственно женских и функционально-мужских особей меняется от почти равновесного до преобладания функционально-мужских.

В горно-тундровой (1) и приречевой (2) ценопопуляциях обитающих в условиях высокой влажности и низких температур увеличивается доля собственно женских особей. В горно-тундровой ценопопуляции это соотношение составляет 4 : 1, в приречевой функционально-мужские особи полностью отсутствуют. Для этих ценопопуляций характерна высокая доля обоеполых особей (50–70%).

Аналогичные тенденции наблюдаются для *R. rosea* на Северном Урале, где с поднятием в горы и продвижением на север наблюдается снижение доли обоеполых особей от 90–100 до 1–5%, а также увеличение доли собственно женских особей от 2–3 до 25–60% [Фролов, 1998]. На Северном Урале соотношение мужских и женских особей в ценопопуляциях *R. rosea* составляло 1 : 1 [Вернигор, Лебедева, 1990], на Алтае – преобладают мужские особи (1,3–1,8 : 1) [Положий, Ревякина, 1976].

Возможным механизмом, определяющим соотношение полов *R. rosea* и *R. iremelica* в ценопопуляциях, может служить опреде-

ляемый условиями роста гормональный статус растений. Как известно, у двудомных растений пол определяется генетически, а проявление его в широких пределах зависит от гормонально-ингибиторного баланса, определяемого природными условиями [Чайлахян, Хрянин, 1980]. Изменение гормонального статуса и проявление пола зависят, в первую очередь, от длины дня, интенсивности света, температуры, минерального питания и состава окружающего воздуха. В соответствии с гормональной теорией гиббереллины способствуют проявлению мужской сексуализации у двудомных растений. Высокое содержание гиббереллинов в растениях обеспечивается большим числом листьев, синтезирующих этот гормон. Следовательно, чем больше на растении число побегов и листьев на них, тем выше содержание гиббереллинов в растениях и большая вероятность проявления мужского пола. Цитокинины способствуют проявлению женской сексуализации у растений. Накопление цитокининов связано с большим объемом подземных органов и большим числом корней, поскольку именно в них происходит синтез этих фитогормонов. Очевидно, что чем больше доля подземных органов, тем выше содержание цитокининов в растениях и больше вероятность проявления женского пола.

Описывая *R. rosea* на Урале, Ю.М. Фролов и И.И. Полетаева [1998] дают характеристику мужских, женских и обоеполых особей. Мужские особи характеризуются простым каудексом со стержневым корнем, незначительным числом корней, большим побегообразованием и высокой генеративностью. Для женских и обоеполых особей свойственны ветвистый каудекс с большим числом придаточных корней и менее продуктивным побегообразованием. Отмечают, что при продвижении с юга на север уменьшается сумма активных температур и сокращается вегетационный период и, следовательно, ухудшаются условия формирования, роста и метамеризации побегов, а также меняется соотношение масс надземных и подземных органов в пользу преобладания последних. Следствием этого становится формирование гормонального статуса растений с преобладанием цитокининов над гиббереллинами, что объясняет уменьшение доли функционально-мужских и увеличение доли обоеполых и собственно женских особей в половом составе ценопопуляций *R. rosea*.

Исследования зависимости половой структуры ценопопуляций и габитуса надземных и подземных органов *R. iremelica* от положения на градиентах юг–север и высотности (750–1575 м над ур. моря) (см. гл. 9) показали близкие к рассмотренным в отношении *R. rosea* закономерности. Растения *R. iremelica* юж-

ных низкогорных ценопопуляций по габитусу значительно отличаются от растений северных высокогорных ценопопуляций. На указанном градиенте средняя длина побегов *R. iredelica* уменьшается более чем вдвое, среднее число побегов уменьшается в 10 раз, уменьшаются параметры листьев. В горно-тундровой ценопопуляции *R. iredelica* корни занимают около 70% от общего объема подземных органов, отмерших тканей немного – 10–12%. В южных низкогорных ценопопуляциях (3 и 8) доля корней незначительна, объем отмерших тканей подземных органов достигает 50% и более.

Таким образом, в южных ценопопуляциях растения *R. iredelica*, крупные по габитусу, имеют большую массу надземных органов и незначительный объем живых тканей в подземных органах. В половой структуре этих ценопопуляций преобладают функционально-мужские особи. Северные ценопопуляции *R. iredelica* характеризуются меньшим габитусом растений, меньшим числом надземных побегов (в среднем 2–3) и большим относительным объемом корней. Половой состав этих ценопопуляций – незначительная доля функционально-мужских особей (0–5%) и значительное преобладание доли собственно женских и обоеполюх особей.

В целом характерная особенность половой структуры ценопопуляций *R. iredelica* на Южном Урале – невысокая доля обоеполюх особей и преобладание функционально-мужских особей над собственно женскими (за исключением ценопопуляций 1 и 2). В градиенте ухудшения условий роста соотношение собственно женских и функционально мужских особей отклоняется в сторону преобладания первых.

7.3. Оценка состояния ценопопуляций по демографическим характеристикам

По мнению многих исследователей, относительное число виргинильных и генеративных особей служит важнейшим показателем жизненного состояния ценопопуляций в фитоценозе [Работнов, 1950; Трулевич, 1960; Уранов, 1960].

Ю.М. Фролов и И.И. Полетаева [1998], основываясь на показателе доли генеративных особей от общего числа взрослых растений *R. rosea*, составили ряд ценопопуляций Приполярного Урала по ухудшению условий обитания: субальпийские (67%), при-террасные (63%), альпийские (57%), гольцовые (44%), островные (40%), прирусловые (30%).

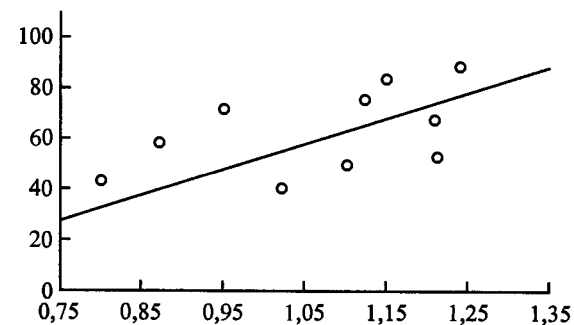


Рис. 15. Зависимость доли генеративных особей *R. iredelica* (от суммы взрослых особей) от витальности ценопопуляций по размерному спектру особей

По оси абсцисс – индекс витальности ценопопуляций (IVC) по размерному спектру особей; по оси ординат – доля генеративных особей от суммы взрослых особей ($v + g$), %

Используя этот показатель, нами был составлен следующий ряд ценопопуляций по ухудшению условий обитания для *R. iredelica*: 11 (89,0%), 4 (83,2%), 5 (74,9%), 3 (71,5%), 6 (67,0%), 8 (58,3%), 10 (53,8%), 7 (50,0%), 1 (43,9%), 9 (40,8%), 2 (0%). Этот ряд соответствует следующему порядку местообитаний: террасированные скалы (89,0–67,0%) – горная степь (83,2–53,8%) – отвесные скалы (74,9–40,8%) – горный лес (50,0%) – горная тундра (43,9%) – прирусловые валуны (0%) [Ишмуратова, 2004а,б].

Результаты исследования зависимости этого показателя от жизненности растений по размерному спектру IVC (построение этого градиента рассмотрено в гл. 9) представлены на рис. 15. С увеличением жизненности растений в ценопопуляциях ускоряется переход виргинильных растений в генеративное состояние. Соотношение виргинильных и генеративных растений может служить не столько показателем жизненного состояния ценопопуляций, сколько показателем приближения составляющих ценопопуляцию растений к индивидуальному оптимуму.

Для оценок демографического состояния ценопопуляций и приближения их к популяционному оптимуму, кроме численности, плотности и характера возрастного спектра, нами использованы следующие показатели: доля числа генеративных особей от общего числа особей, половая структура ценопопуляций и параметры семенной продуктивности.

Большая доля генеративных особей при условии полноценности ценопопуляций должна свидетельствовать о благоприятствовании условий для поддержания и развития популяции. Доля генеративных особей *R. iredelica* от общего числа особей умень-

шается в ряду: горно-степные (28,8–41,1%) – горно-тундровые (34,0%) – скальные (6,9–28,6%) – приручьевые (0%) ценопопуляции. В этом ряду наблюдаются также тенденции падения численности, плотности и смещения возрастного спектра в сторону преобладания стареющих и старых особей, что свидетельствует о смещении от популяционного оптимума к популяционному пессимуму.

Таким образом, факторы, благоприятствующие росту *R. iremelica*, снижаются в ряду: террасированные скалы – горная степь – отвесные скалы – горный лес – приручьевые валуны – горная тундра. Растения террасированных скал и горных степей находятся в условиях индивидуального оптимума, а растения горных тундр – пессимума. По отношению к популяционному оптимуму наблюдается иная картина. В наилучшем положении находятся ценопопуляции горных тундр – здесь наибольшая численность растений и наилучшие потенциальные возможности самоподдержания ценопопуляции за счет семенного и вегетативного размножения. Среди низкогорных ценопопуляций в условиях популяционного оптимума находятся горно-степные ценопопуляции, которые при более низкой численности (обусловленной малыми площадями экотопов) имеют наивысшую плотность и интенсивное семенное возобновление, обеспечиваемое благоприятными условиями экотопа.

Из этого следует, что для *R. iremelica* наблюдаются различные сочетания положений относительно популяционного и индивидуального оптимумов. В наилучшем положении находятся горно-степные ценопопуляции, находящиеся в условиях индивидуального и популяционного оптимумов. Горно-тундровая ценопопуляция сочетает популяционный оптимум и индивидуальный пессимум. Большинство скальных ценопопуляций обитают в условиях популяционного пессимума и в условиях, близких к индивидуальному пессимуму.

7.4. Семенная продуктивность

Семенное размножение *R. iremelica* имеет большое значение в поддержании ценопопуляции, поскольку вид энтомофильный, перекрестноопыляемый. Показатели семенной продуктивности у *R. iremelica* складываются из числа собственно женских и обоеполых особей в ценопопуляции, числа репродуктивных побегов на растении, числа листовок в щитке, от возраста материнского растения. Кроме того, семенная продуктивность находится в тесной зависимости от погодных условий в моменты закладки и форми-

рования репродуктивных органов, цветения, созревания плодов, а также от наличия и активности опылителей.

В естественных местах обитания в условиях Южного Урала для *R. iremelica* характерна одна генерация репродуктивных побегов. При интродукции в условия Башкирского Предуралья особи *R. iremelica* повторно цветут и плодоносят [Ишмуратова, Сацыпеева, 1998] (см. гл. 12). Соцветие цимовидное, многоцветковое, щитковидное. Плод – многолистовка, состоит из четырех, реже трех-пяти зеленоватых листовок. В период плодоношения листовки меняют цвет от желтого до бурого.

Число репродуктивных побегов на установленном градиенте юг-север (см. гл. 9) уменьшается от 6–10 до 1–2 шт. на растении.

Число парциальных соцветий в щитке *R. iremelica* изменчиво и колеблется на отдельном побеге в пределах 5–9 шт., что намного превышает этот показатель у *R. rosea* в северной части Урала [Фролов, 1999] – 1–4 шт.

У *R. iremelica* на градиенте юг-север и по мере увеличения высоты над ур. моря выявлена тенденция пропорционального уменьшения размеров соцветия – с уменьшением длины соцветия уменьшается и его диаметр. Индекс соцветия *R. iremelica* (отношение диаметра к высоте) меняется в пределах 1,1–1,6, что свидетельствует о щитковидной форме соцветия. Из представленных в работе Ю.М. Фролова и И.И. Полетаевой [1998] данных нами рассчитаны индексы соцветия *R. rosea* в северной части Урала – 0,3–1,3. Таким образом, форма соцветия *R. rosea* меняется от метельчатой до щитковидно-метельчатой.

Потенциальное число листовок *R. iremelica* на одном побеге колеблется от 93,5 до 278,0 шт. и увеличивается при продвижении с юга на север. Тенденция увеличения числа репродуктивных структур на побеге по мере возрастания абсолютной высоты обитания ранее была отмечена для других высокогорных видов: *R. rosea* [Положий, Ревякина, 1976], *Lagotis uralensis* [Горчаковский, Хохлова, 2001]. Реальное число листовок *R. iremelica* колеблется от 43,3 до 160,7 шт. и имеет тенденцию к уменьшению на градиенте юг-север. Коэффициент реализации листовок *R. iremelica* меняется в пределах 32,8–78,4% и возрастает в благоприятных условиях (отсутствие поздних заморозков и дождей) в момент закладки и формирования репродуктивных органов. К примеру, в 2000 г. на горе Большой Ирмель на фоне поздней весны коэффициент реализации листовок составил лишь 33,8% при высоком потенциальном числе на одном побеге – 278 шт. Большинство листовок под действием низких температур обмерзло.

Таблица 11

Семенная продуктивность ценопопуляций *R. iremelica*
на Южном Урале (2000 г.)

Цено- попу- ляция	Число пар- циальных соцветий в щитке, шт.	Продуктивность листовок, шт.		Коэффициент реализации листовок, %	Локализа- ция листо- вок
		потенциальная	реальная		
1	6,00	$278,00 \pm 44,00$	$88,00 \pm 16,00$	42,52	В центре щитка
		33,82	25,71		По краю щитка
					Всего
8	$7,86 \pm 1,06$ 35,57	$126,00 \pm 23,96$	$86,50 \pm 15,86$	72,86	В центре щитка
		53,79	51,86		По краю щитка
					Всего
3	$7,00 \pm 0,60$ 29,20	$219,40 \pm 31,12$	$146,42 \pm 24,82$	63,67	В центре щитка
		49,13	58,73		По краю щитка
					Всего
9	7	132	84	63,64	В центре щитка
					По краю щитка
					Всего
7	$6,00 \pm 0,58$ 16,67	$121,33 \pm 8,11$	$62,50 \pm 12,72$	50,71	В центре щитка
		11,58	35,15		По краю щитка

Размеры листовок, мм		Размеры семян, мм		Семенная продуктив- ность, шт.		Коэффи- циент се- менифи- кации, %
длина	ширина	длина	ширина	потенциальная	реальная	
$75 \pm 0,75$ 13,69	—	—	—	$8,32 \pm 0,71$ 37,40	0	0
$94 \pm 0,74$ 33,82	—	—	—	$8,13 \pm 0,53$ 31,91	0	0
$130 \pm 0,62$ 31,12	—	—	—	$8,21 \pm 0,42$ 34,10	0	0
$110 \pm 0,46$ 29,42	—	$2,53 \pm 0,06$ 12,43	$1,00 \pm 0,03$ 22,28	$9,72 \pm 0,34$ 22,01	$0,85 \pm 0,17$ 122,87	8,74
	—	$2,37 \pm 0,12$ 15,79	$0,96 \pm 0,03$ 8,78	$9,17 \pm 0,46$ 24,30	$0,70 \pm 0,17$ 118,18	7,63
$107 \pm 0,27$ 25,12	—	$2,47 \pm 0,05$ 14,35	$0,97 \pm 0,02$ 17,54	$9,31 \pm 0,65$ 23,22	$0,77 \pm 0,31$ 110,55	7,98
$117 \pm 0,18$ 12,91	$2,62 \pm 0,05$ 12,30	$2,69 \pm 0,05$ 15,93	$0,76 \pm 0,02$ 21,09	$10,69 \pm 0,54$ 30,32	$5,39 \pm 0,44$ 49,45	49,93
$106 \pm 0,17$ 12,91	$2,22 \pm 0,05$ 14,73	$2,63 \pm 0,04$ 12,46	$0,68 \pm 0,02$ 21,18	$8,78 \pm 0,35$ 24,22	$3,94 \pm 0,33$ 50,68	45,26
$127 \pm 0,13$ 13,37	$2,42 \pm 0,04$ 15,77	$2,66 \pm 0,03$ 14,35	$0,72 \pm 0,01$ 21,69	$9,72 \pm 0,34$ 26,61	$4,67 \pm 0,29$ 52,49	47,60
$120 \pm 0,37$ 10,20	—	$3,46 \pm 0,12$ 11,76	$0,76 \pm 0,04$ 18,18	$8,50 \pm 0,33$ 10,89	$1,50 \pm 0,38$ 71,27	17,26
	—	2	1	$7,55 \pm 0,77$ 33,72	0	0
$120 \pm 0,37$ 10,20	—	$3,35 \pm 0,16$ 16,76	$0,78 \pm 0,04$ 19,06	$7,95 \pm 0,47$ 25,68	$0,68 \pm 0,23$ 146,58	8,02
$178 \pm 0,40$ 13,69	—	$2,47 \pm 0,04$ 15,52	$0,83 \pm 0,02$ 17,04	$10,15 \pm 0,42$ 21,16	$3,27 \pm 0,34$ 53,72	32,40
$108 \pm 0,58$ 20,17	—	$2,43 \pm 0,05$ 18,88	$0,86 \pm 0,01$ 14,58	$9,83 \pm 0,31$ 18,87	$2,77 \pm 0,33$ 70,06	29,24

Таблица 11 (окончание)

Цено-популяция	Число парциальных соцветий в щитке, шт.	Продуктивность листовок, шт.		Коэффициент реализации листовок, %	Локализация листовок
		потенциальная	реальная		
					Всего
5	$6,00 \pm 0,58$ 16,67	$210,67 \pm 57,70$ 47,44	$58,67 \pm 7,06$ 20,83	32,82	В центре щитка
					По краю щитка
					Всего
4	$6,60 \pm 0,20$ 10,20	$208,42 \pm 18,40$ 30,58	$160,75 \pm 14,47$ 31,18	78,39	В центре щитка
					По краю щитка
					Всего
6	$5,50 \pm 0,50$ 12,86	$190,00 \pm 94,0$ 69,97	$128,00 \pm 40,00$ 44,19	75,41	В центре щитка
					По краю щитка
					Всего
10	$7,00 \pm 0,82$ 28,57	$93,50 \pm 12,96$ 34,75	$43,33 \pm 12,79$ 72,31	42,61	В центре щитка
					По краю щитка
					Всего
11	$5,50 \pm 0,40$ 28,40	$167,29 \pm 21,58$ 42,48	$120,71 \pm 18,22$ 56,48	72,95	В центре щитка
					По краю щитка
					Всего

Размеры листовок, мм		Размеры семян, мм		Семенная продуктивность, шт.		Коэффициент сенификации, %
длина	ширина	длина	ширина	потенциальная	реальная	
$10 \pm 0,39$ 18,69	—	$2,45 \pm 0,03$ 17,33	$0,84 \pm 0,01$ 15,79	$9,87 \pm 0,25$ 19,81	$2,98 \pm 0,24$ 62,55	30,59
$7,75 \pm 1,11$ 22,74	—	$2,76 \pm 0,12$ 15,18	$0,72 \pm 0,04$ 21,31	$6,50 \pm 0,59$ 42,20	$0,55 \pm 0,21$ 176,46	6,79
$8,08 \pm 0,49$ 14,85	—	$2,33 \pm 0,08$ 17,85	$0,82 \pm 0,03$ 19,54	$6,24 \pm 0,70$ 64,46	$0,79 \pm 0,21$ 151,37	9,90
$7,75 \pm 0,56$ 20,38	—	$2,46 \pm 0,07$ 18,60	$0,79 \pm 0,03$ 20,72	$6,35 \pm 0,48$ 55,86	$0,69 \pm 0,15$ 159,70	8,66
$7,80 \pm 0,28$ 16,91	$2,54 \pm 0,07$ 17,38	$2,58 \pm 0,04$ 11,64	$0,73 \pm 0,02$ 17,81	$12,08 \pm 0,35$ 17,63	$5,69 \pm 0,58$ 61,24	47,93
$7,56 \pm 0,17$ 11,74	$2,19 \pm 0,05$ 14,31	$2,59 \pm 0,04$ 12,63	$0,72 \pm 0,04$ 41,48	$11,14 \pm 0,30$ 15,94	$5,33 \pm 0,46$ 51,30	48,01
$7,18 \pm 0,18$ 16,33	$2,36 \pm 0,05$ 17,72	$2,58 \pm 0,03$ 12,12	$0,72 \pm 0,02$ 31,95	$11,61 \pm 0,24$ 17,26	$5,51 \pm 0,37$ 56,54	47,97
$7,00 \pm 0,68$ 16,93	—	$2,75 \pm 0,32$ 23,47	$0,90 \pm 0,07$ 15,71	$10,13 \pm 0,64$ 24,42	$0,27 \pm 0,15$ 222,61	2,83
$7,67 \pm 0,80$ 25,65	—	$3,03 \pm 0,06$ 6,04	$0,99 \pm 0,03$ 11,12	$10,04 \pm 0,64$ 31,14	$0,42 \pm 0,18$ 211,33	3,98
$7,80 \pm 0,53$ 21,41	—	$2,95 \pm 0,10$ 12,53	$0,96 \pm 0,03$ 12,61	$10,08 \pm 0,46$ 28,38	$0,36 \pm 0,12$ 216,60	3,54
$7,91 \pm 0,17$ 11,72	—	$2,85 \pm 0,06$ 20,41	$0,79 \pm 0,02$ 24,95	$9,09 \pm 0,39$ 28,90	$3,51 \pm 0,37$ 70,71	39,32
	—	$3,01 \pm 0,03$ 11,90	$0,79 \pm 0,01$ 19,44	$8,24 \pm 0,33$ 26,98	$3,57 \pm 0,40$ 75,65	39,69
$7,91 \pm 0,17$ 11,72	—	$2,94 \pm 0,03$ 15,40	$0,79 \pm 0,01$ 21,20	$8,64 \pm 0,25$ 27,87	$3,54 \pm 0,27$ 72,89	40,97
$7,82 \pm 0,15$ 12,11	$2,43 \pm 0,06$ 17,13	$2,62 \pm 0,05$ 13,94	$0,73 \pm 0,02$ 19,17	$8,10 \pm 0,66$ 53,17	$4,12 \pm 0,53$ 82,93	43,45
$7,78 \pm 0,12$ 11,25	$2,20 \pm 0,04$ 13,20	$2,55 \pm 0,05$ 14,99	$0,69 \pm 0,02$ 24,73	$6,74 \pm 0,60$ 57,81	$3,40 \pm 0,42$ 80,52	43,64
$7,70 \pm 0,11$ 13,74	$2,32 \pm 0,04$ 16,21	$2,59 \pm 0,03$ 14,45	$0,71 \pm 0,01$ 21,93	$7,42 \pm 0,45$ 55,78	$3,76 \pm 0,34$ 82,38	45,55

Примечание. В этой таблице и далее в числителе – среднее арифметическое и его ошибка, в знаменателе – коэффициент вариации, %.

В целом на Южном Урале у *R. iremelica* реальная продуктивность листовок и семян высокая. Реальное число листовок у *R. iremelica* на побеге больше, чем у близкородственного вида *R. rosea* на Приполярном (56–134) и Полярном Урале (27–64), по данным Ю.М. Фролова и И.И. Полетаевой [1998], а также у видов рода *Rhodiola* в условиях Арктики. Число цветков на побеге у *R. rosea*, обитающей в гипоарктической тундре, изменяется от 14,7 до 20,7 шт., у *R. arctica*, обитающей на островах Новая Земля, Вайгач, – 12,7 шт. [Лавриненко и др., 1998].

У *R. iremelica* размеры листовок и семян, потенциальная и реальная семенная продуктивность листовок зависят и от местоположения листовок в щитке. Центральные листовки и семена в них крупнее, чем краевые. Продуктивность листовок в центре щитка также выше. Полагаем, что это объяснимо, если учесть центробежный тип распускания цветков *R. iremelica* в плейохазии.

Число семян в листовке колеблется в среднем от 0 до 5,7 шт. и зависит от условий обитания *R. iremelica*. Число семян в листовках *R. rosea* на европейском северо-востоке колеблется в пределах 1,2–3,7 шт. и также зависит от условий экотопа [Фролов, Полетаева, 1998; Фролов, Далькэ, 1999]. На Алтае (хребет Холзун) среднее число семян на один генеративный побег составляет в среднем 500 шт., а среднее число семян на одну особь – 4,5 тыс. шт. [Казаринова, 1977].

Линейные размеры отдельных семян *R. iremelica* меняются в следующих пределах: длина – 1,60–3,46 мм, ширина – 0,68–1,10 мм и зависят от экологических характеристик местобитаний ценопопуляций и погодных условий в период формирования и созревания семян. По результатам исследований, проведенных нами в 1991–1992 гг., семена растений высокогорных ценопопуляций (1, 12, 13) в условиях холодного лета мелкие и средние, их линейные размеры составили 1,6–2,0 мм дл. и 0,9–1,1 мм шир. Масса 1000 шт. семян колеблется от 102 до 175 мг и зависит от экологических условий произрастания [Ишмуратова, Сацыпеева, 1998] (см. гл. 11). Размеры семян из горных и низкогорных ценопопуляций (3–11) крупные и очень крупные. Размеры семян могут меняться и в пределах одной особи – с уменьшением числа семян в листовке увеличиваются их линейные размеры (длина и ширина). На градиенте юг-север и с поднятием в горы коэффициент семенификации *R. iremelica* уменьшается от 49,93 до 0%. Ранее аналогичная тенденция была отмечена и для *R. rosea* [Положий, Ревякина, 1976].

Интенсивность и частота плодоношения *R. iremelica* зависят от местообитания ценопопуляций и от погодных условий. Плодо-

ношение в высокогорных ценопопуляциях нерегулярное. Отсутствие завязавшихся семян отмечено нами в 1999, 2000 гг. в горно-тундровой ценопопуляции на горе Большой Ирмель. Этот факт связан, вероятно, с затруднением опыления в дождливый сезон 1999 г. и наступлением поздних заморозков в 2000 г. В результате завязывания семян не произошло, хотя потенциальная продуктивность листовок в среднем была довольно высокой (8,21 шт. семян в листовке). Урожайными годами для высокогорных ценопопуляций в период наших наблюдений были 1992, 1998. В низкогорных ценопопуляциях плодоношение регулярное.

Семенное возобновление в ценопопуляциях и степень реализованности семян в возрастной структуре зависят от микро- и мезорельефа. Благоприятные условия (умеренные влажность и температура, наличие свободного места или мохового покрова) для прорастания семян складываются в ценопопуляциях террасированных скал (6, 11) и лесной ценопопуляции (7). В возрастном спектре этих ценопопуляций наблюдается высокое содержание прегенеративных особей (см. табл. 9). В ценопопуляциях на отвесных скалах (3, 5, 9) и в приручьевой (2) наблюдаются большая доля старых и незначительное число прегенеративных особей. Это связано, по-видимому, с ограниченной реализованностью пространственной ниши, низкой вероятностью попадания семян на благоприятные для закрепления растений участки, смывом семян внешними водами и дождями.

Своеобразным механизмом поддержания семенного банка вида и конкретной ценопопуляции за счет непрерывного пополнения группы проростков и ювенильных растений, несмотря на неблагоприятные природно-климатические условия и отсутствие плодоношения в отдельные годы, является наличие семян с разными типами покоя. Тип покоя семян может быть разным как в пределах одной популяции и репродукции, так и в пределах одной особи.

В теплую и дождливую погоду прорастание семян *R. rosea* (Горный Алтай) и *R. iremelica* (Южный Урал) часто происходит прямо в листовках. В каждой ценопопуляции в разном соотношении всегда присутствуют семена, не имеющие периода покоя, и покоящиеся семена. Такой вывод можно сделать потому, что в определенной партии семян всегда есть какое-либо количество семян с высокой и низкой скоростью прорастания, прорастающих только под действием физиологически активных веществ и не прорастающих совсем [Ишмуратова, 1996] (см. гл. 11).

Образование семян *R. rosea* с разными типами покоя связывают с погодными условиями, в которых формировались семена (Северный и Приполярный Урал) [Фролов, Полетаева, 1994, 1995, 1998].

При воздействии низких температур в период созревания семена переходят в состояние физического или физиологического покоя. Созревшие в теплую погоду семена приобретают способность к прорастанию еще до отделения от материнского растения. В связи с этим Ю.М. Фролов и И.И. Полетаева объединяют семена *R. rosea* по степени их зрелости и способности к прорастанию в четыре группы.

Таким образом, в целом репродуктивные характеристики *R. iremelica* на Южном Урале имеют тенденцию снижения на градиенте юг–север. Степень реализации листовок и семян, тип покоя семян находятся в зависимости от погодных условий в период закладки и формирования репродуктивных органов. С этими факторами связана и периодичность плодоношения *R. iremelica*.

Высокая доля генеративных особей с преобладанием женских и обоеполюх растений, а также высокая потенциальная семенная продуктивность, обусловленная большим числом парциальных соцветий и листовок, свидетельствуют о приближенности условий существования горно-тундровой ценопопуляции к наилучшим для реализации семенного размножения и, следовательно, к популяционному оптимуму. Однако эта потенциальная возможность реализуется эпизодически, в отдельные годы в зависимости от погодных условий. В этом смысле низкогорные ценопопуляции находятся даже в более “выгодном” положении, поскольку, несмотря на преобладание растений с функционально-мужскими цветками, число побегов на женских растениях значительно выше, чем в высокогорных ценопопуляциях.

Глава 8

ПОПУЛЯЦИОННАЯ И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАЧЕСТВЕННЫХ И КОЛИЧЕСТВЕННЫХ АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИХ, ГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Межпопуляционную изменчивость признаков вегетативных и репродуктивных органов *R. iremelica* оценивали на экоклине, который составлен по понижению жизненности ценопопуляций по размерному спектру особей (*IVC*) и соответствующих градиенту низкогорье–высокогорье и одновременно градиенту юг–север (см. гл. 9). В соответствии со значениями *IVC* ценопопуляции составили следующую последовательность: 11-10-6-4-5-7-9-3-8-2-1.

8.1. Сравнительная анатомия листа

Представители сем. *Crassulaceae* были объектами анатомических исследований еще в середине XIX в. [Koch, 1876; Mori, 1879; Wagner, 1887; и др.]. Большинство работ с представителями сем. *Crassulaceae* посвящено выявлению различий на анатомическом уровне между представителями родов *Sedum* и *Rhodiola* в связи с их систематикой [Борисовская, 1960; Паланов, 1988, 1989; Ільїнська, 1990; Паутова, 1993, 1995; и др.]. Существуют единичные работы, посвященные изучению изменчивости анатомических признаков представителей рода *Rhodiola* в связи с экологическими условиями обитания вида [Далькэ, 2002].

8.1.1. Изменчивость эпидермы листа

Эпидерма листьев *R. iremelica* однорядная, неопушенная. Проекция основных эпидермальных клеток многоугольная на адаксиальной и абаксиальной сторонах листа. На рис. 16, 17 представлены эпидермы особей двух крайних ценопопуляций (1 и 11) на градиенте ухудшения условий обитания. В южных ценопопуляциях (11) клетки округло-волнистые, в северных (1) – округло-прямые или слабоизвилистые.

На градиенте ухудшения условий роста нами выявлена тенденция уменьшения числа эпидермальных клеток и увеличения их размеров [Ишмуратова, 2004а]. На абаксиальной поверхности листа число эпидермальных клеток больше (от 99,57 до 194,29 шт. клеток/мм², чем на адаксиальной (от 91,29 до 185,03 шт. клеток/мм²) (табл. 12, 13).

И.А. Паутова [1993, 1995], исследуя анатомо-морфологические признаки видов рода *Rhodiola*, отмечает, что у представителей рода наблюдается преобладание числа клеток нижней эпидермы листа над верхней. Такая же тенденция характерна для *R. iremelica*. Однако общее число клеток на единицу поверхности у *R. iremelica* значительно меньше (166,5–175,4), чем у других видов рода *Rhodiola*, по данным И.А. Паутовой (около 600 шт.) [1993, 1995].

Длина эпидермальных клеток увеличивается на градиенте юг–север на адаксиальной стороне листа от 95,66 до 133,69 мкм, на абаксиальной стороне – от 84,81 до 141,27 мкм. При этом в большинстве ценопопуляций длина клеток верхней эпидермы листа превышает таковую клеток нижней эпидермы, кроме северных ценопопуляций (1, 2). Ширина эпидермальных клеток так же

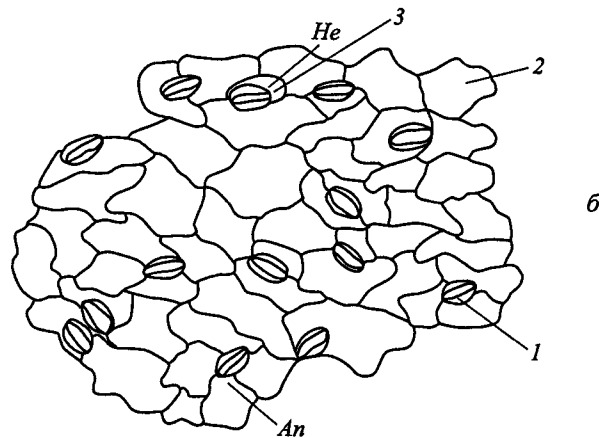
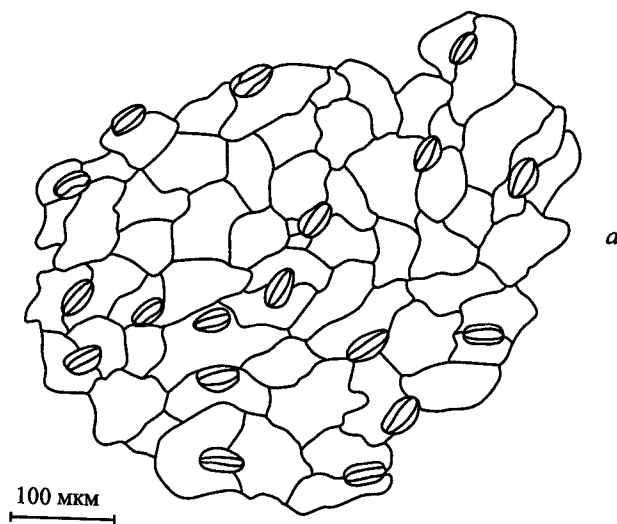


Рис. 16. Эпидерма листа *R. iremelica* высокогорной ценопопуляции 1
а – адаксиальная сторона листа, б – абаксиальная сторона листа; 1 – устьица, 2 – эпидермальная клетка, 3 – побочная клетка; An – аномоцитный устьичный комплекс, He – гемипаразитный устьичный комплекс

увеличивается на градиенте юг–север на адаксиальной стороне от 57,96 до 94,51 мкм, на абаксиальной стороне от 55,53 до 99,51 мкм. Индекс эпидермальных клеток колеблется в пределах 1,3–2,1 на адаксиальной стороне, 1,3–1,8 на абаксиальной.

Обнаруженные различия в размерах и числе эпидермальных клеток *R. iremelica* значительны. С увеличением абсолютной высоты над ур. моря число эпидермальных клеток на адаксиальной

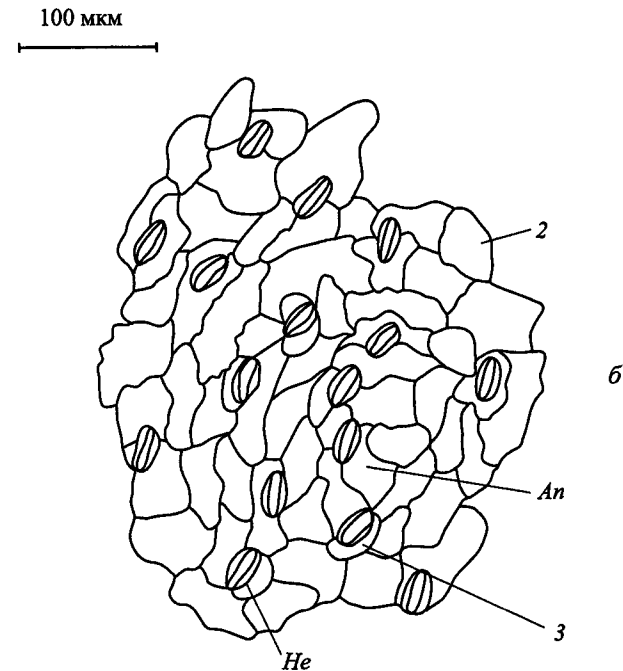


Рис. 17. Эпидерма листа *R. iremelica* низкогорной ценопопуляции 11
а – адаксиальная сторона листа, б – абаксиальная сторона листа; 1 – устьица, 2 – эпидермальная клетка, 3 – побочная клетка; An – аномоцитный устьичный комплекс, He – гемипаразитный устьичный комплекс

Таблица 12

Характеристика адаксиальной стороны эпидермы листа *R. iremelica*

Ценопопуляция	Устьице		Замыкающие клетки устьиц	
	число, шт./мм ²	устьичный показатель, %	длина, мкм	ширина, мкм
1	26,98 ± 1,25 25,45	21,36 ± 0,70 17,58	66,60 ± 0,71 13,05	55,66 ± 0,73 16,11
2	17,80 ± 0,90 27,60	16,42 ± 0,88 28,82	63,16 ± 0,36 6,88	50,28 ± 0,32 7,71
8	17,41 ± 0,76 19,03	11,89 ± 0,55 20,07	39,75 ± 0,61 13,54	23,47 ± 0,37 13,82
3	27,99 ± 1,07 16,71	15,49 ± 0,57 16,05	35,39 ± 0,53 13,37	26,28 ± 0,35 12,05
9	30,58 ± 1,44 20,51	14,82 ± 0,67 19,62	27,39 ± 0,38 12,26	22,27 ± 0,23 9,30
7	28,64 ± 1,49 28,51	22,25 ± 1,01 24,40	59,84 ± 0,60 12,30	43,62 ± 0,42 11,82
5	29,02 ± 3,13 19,78	16,79 ± 0,67 17,41	25,65 ± 0,38 13,15	20,36 ± 0,26 11,30
4	35,14 ± 1,41 17,43	19,32 ± 0,74 16,80	34,99 ± 0,60 15,33	25,55 ± 0,54 18,97
6	25,48 ± 1,53 26,21	14,42 ± 0,79 24,02	32,3 ± 0,50 13,72	23,21 ± 0,31 12,08
10	25,51 ± 1,39 23,83	12,12 ± 0,65 23,53	26,65 ± 0,38 13,43	20,09 ± 0,31 13,71
11	28,47 ± 1,17 17,90	14,46 ± 0,59 17,74	29,81 ± 0,56 16,87	22,29 ± 0,26 10,57
Среднее	29,58 ± 0,91 45,69*	16,75 ± 0,31 20,99*	44,52 ± 0,52 38,83*	34,08 ± 0,44 42,90*

Примечание.* Межпопуляционный коэффициент вариации.

и абаксиальной сторонах листа уменьшается вдвое, а размеры (длина и ширина) их увеличиваются в 1,4–1,8 раз.

Число устьиц колеблется в среднем от 17 до 69 шт./мм². В большинстве ценопопуляций на абаксиальной стороне листа их больше, чем на адаксиальной (см. табл. 12, 13).

R. iremelica характеризуется низкими показателями числа устьиц на единице поверхности и уступает другим представителям рода по этому показателю на адаксиальной и абаксиальной сторонах листа. Так, для *R. iremelica* число устьиц в среднем в сумме для верхней и нижней эпидермы составляет 59 шт. на единицу поверхности, а по данным И.А. Паутовой [1993, 1995], для

индекс	Эпидермальные клетки				индекс
	число, шт./мм ²	длина, мкм	ширина, мкм	индекс	
1,21 ± 0,01 13,75	99,32 ± 3,25 17,92	133,69 ± 3,09 28,27	89,71 ± 2,26 30,90	1,70 ± 0,09 62,90	
1,26 ± 0,01 5,88	91,29 ± 1,65 9,91	129,15 ± 2,78 26,4	94,51 ± 1,90 24,66	1,40 ± 0,03 28,10	
1,71 ± 0,03 14,32	129,76 ± 2,72 9,14	106,06 ± 3,19 26,37	84,72 ± 2,75 28,53	1,31 ± 0,05 34,43	
1,35 ± 0,01 9,76	152,86 ± 2,19 6,23	97,60 ± 2,93 26,86	73,92 ± 2,14 25,88	1,35 ± 0,04 24,22	
1,23 ± 0,01 6,50	176,46 ± 4,36 10,76	95,79 ± 2,68 24,99	71,19 ± 2,02 25,43	1,39 ± 0,05 30,92	
1,38 ± 0,01 9,43	100,88 ± 3,65 19,84	133,04 ± 3,31 30,51	91,43 ± 2,01 26,86	1,52 ± 0,05 36,50	
1,26 ± 0,01 9,57	159,01 ± 5,30 14,54	102,61 ± 3,42 29,81	67,11 ± 1,79 23,88	1,58 ± 0,06 33,33	
1,36 ± 0,02 10,97	146,67 ± 2,11 6,28	105,68 ± 3,30 27,95	74,85 ± 2,60 31,03	1,50 ± 0,07 39,84	
1,40 ± 0,02 12,52	151,70 ± 4,13 11,87	99,24 ± 3,81 34,36	63,60 ± 2,40 33,73	1,68 ± 0,08 42,74	
1,28 ± 0,01 10,18	185,03 ± 3,21 7,55	95,66 ± 2,93 27,44	78,30 ± 2,09 23,92	1,23 ± 0,03 21,84	
1,34 ± 0,02 12,84	168,98 ± 3,83 9,89	113,09 ± 3,65 28,84	57,96 ± 1,77 27,29	2,06 ± 0,08 35,39	
1,33 ± 0,01 10,20*	136,62 ± 2,29 22,85*	114,37 ± 1,10 13,57*	79,88 ± 0,76 15,50*	1,52 ± 0,02 15,32*	

других представителей рода этот показатель в среднем равен 140 (для интродуцированных в Ботаническом саду БИНа растений). Для *R. rosea* уральского происхождения (в условиях интродукции в г. Сыктывкар) число устьиц нижней эпидермы составляет в среднем 33 шт./мм², а для *R. rosea* архипелага Новая Земля – 18 шт./мм² [Бачаров, 2002].

Устьичный показатель изменяется в пределах 11,89–22,25% на адаксиальной и 12,99–23,13% на абаксиальной сторонах, достигая максимума в высокогорных ценопопуляциях.

Устьичный показатель для видов рода *Rhodiola* [Паутова, 1993, 1995] составляет на абаксиальной стороне 14,0 %, на адак-

Таблица 13

Характеристика абаксиальной стороны эпидермы листа *R. iremelica*

Ценопопуляция	Устьице		Замыкающие клетки устьиц	
	число, шт./мм ²	устьичный показатель, %	длина, мкм	ширина, мкм
1	$36,46 \pm 2,46$ 36,96	$23,13 \pm 1,13$ 26,31	$64,76 \pm 0,76$ 14,33	$50,97 \pm 0,78$ 18,81
2	$22,77 \pm 1,32$ 31,69	$18,23 \pm 0,85$ 25,14	$51,87 \pm 0,46$ 10,91	$41,04 \pm 0,39$ 11,54
8	$21,77 \pm 1,11$ 22,28	$13,12 \pm 0,86$ 28,55	$29,64 \pm 0,45$ 13,64	$21,61 \pm 0,36$ 14,65
3	$31,12 \pm 1,38$ 19,26	$16,60 \pm 0,69$ 18,15	$34,64 \pm 0,47$ 12,20	$26,21 \pm 0,38$ 12,90
9	$34,86 \pm 1,98$ 24,75	$15,90 \pm 0,93$ 25,44	$25,31 \pm 0,32$ 11,47	$21,04 \pm 0,19$ 8,19
7	$21,32 \pm 1,26$ 32,39	$17,41 \pm 0,67$ 20,67	$63,32 \pm 0,35$ 6,69	$46,48 \pm 0,41$ 10,68
5	$29,90 \pm 1,22$ 17,76	$15,20 \pm 0,52$ 14,92	$25,54 \pm 0,38$ 13,45	$20,67 \pm 0,25$ 10,65
4	$34,73 \pm 1,67$ 20,90	$18,50 \pm 0,86$ 20,30	$33,26 \pm 0,56$ 15,06	$24,62 \pm 0,32$ 11,69
6	$30,99 \pm 1,80$ 25,27	$15,62 \pm 0,85$ 23,59	$26,79 \pm 0,41$ 13,73	$21,38 \pm 0,32$ 13,27
10	$29,25 \pm 1,69$ 25,22	$12,99 \pm 0,63$ 21,01	$25,00 \pm 0,32$ 11,58	$20,42 \pm 0,28$ 12,27
11	$34,12 \pm 1,17$ 21,84	$16,39 \pm 0,66$ 17,54	$27,43 \pm 0,45$ 14,65	$21,92 \pm 0,29$ 11,72
Среднее	$29,40 \pm 0,61$ 18,48*	$17,00 \pm 0,30$ 16,79*	$41,47 \pm 0,52$ 41,52*	$32,12 \pm 0,40$ 40,08*

Примечание.* Межпопуляционный коэффициент вариации.

сиальной стороне – 12,5%. Для *R. iremelica* устьичный показатель несколько выше, чем в целом для рода *Rhodiola*, и составляет в среднем 17,0% на абаксиальной стороне листа и 16,8% на адаксиальной.

Длина и ширина замыкающих клеток устьиц зависят от условий обитания ценопопуляции и изменяются в значительных пределах. Длина и ширина замыкающих клеток на адаксиальной и

индекс	Эпидермальные клетки			
	число, шт./мм ²	длина, мкм	ширина, мкм	индекс
$1,29 \pm 0,02$ 14,41	$121,50 \pm 6,43$ 28,99	$132,47 \pm 3,35$ 30,95	$83,60 \pm 1,78$ 26,07	$1,68 \pm 0,06$ 41,79
$1,27 \pm 0,01$ 11,96	$100,45 \pm 2,19$ 11,94	$134,99 \pm 3,18$ 28,74	$87,08 \pm 2,34$ 32,84	$1,72 \pm 0,08$ 53,99
$1,38 \pm 0,02$ 11,60	$146,56 \pm 4,11$ 12,22	$94,27 \pm 3,94$ 37,17	$75,09 \pm 3,87$ 45,76	$1,33 \pm 0,04$ 27,84
$1,33 \pm 0,01$ 9,11	$156,16 \pm 1,86$ 5,20	$99,32 \pm 2,70$ 24,30	$73,15 \pm 1,98$ 24,18	$1,40 \pm 0,04$ 27,45
$1,20 \pm 0,01$ 5,41	$184,83 \pm 3,74$ 8,83	$90,20 \pm 2,57$ 25,53	$71,15 \pm 1,96$ 24,67	$1,29 \pm 0,03$ 20,03
$1,37 \pm 0,01$ 8,17	$99,57 \pm 2,50$ 13,73	$141,27 \pm 3,38$ 29,26	$99,51 \pm 2,14$ 26,35	$1,51 \pm 0,06$ 45,42
$1,24 \pm 0,01$ 10,74	$166,53 \pm 3,33$ 8,72	$84,81 \pm 2,47$ 26,04	$67,27 \pm 1,79$ 23,75	$1,27 \pm 0,03$ 21,22
$1,36 \pm 0,02$ 13,67	$152,86 \pm 2,87$ 8,17	$102,87 \pm 3,26$ 28,33	$74,08 \pm 2,19$ 26,41	$1,45 \pm 0,07$ 44,86
$1,26 \pm 0,01$ 8,41	$167,89 \pm 5,42$ 14,07	$85,97 \pm 3,21$ 33,40	$55,53 \pm 1,68$ 27,05	$1,63 \pm 0,07$ 40,70
$1,23 \pm 0,01$ 6,89	$194,29 \pm 2,40$ 5,39	$87,15 \pm 2,58$ 26,47	$70,05 \pm 2,16$ 27,53	$1,27 \pm 0,03$ 20,38
$1,25 \pm 0,01$ 7,11	$173,10 \pm 3,2$ 8,12	$106,59 \pm 3,12$ 6,17	$60,38 \pm 1,66$ 24,61	$1,83 \pm 0,06$ 29,28
$1,29 \pm 0$ 4,79*	$145,96 \pm 2,33$ 21,07**	$111,37 \pm 1,20$ 19,96*	$77,30 \pm 0,78$ 16,55*	$1,52 \pm 0,02$ 13,38*

абаксиальной сторонах листа составляют от 25,65–66,60 до 20,09–55,66 и от 25,00–64,76 до 20,42–50,97 мкм соответственно. Размеры (длина и ширина) замыкающих клеток устьиц увеличиваются при ухудшении условий роста на градиенте юг–север (низкогорье–высокогорье). Индекс замыкающих клеток устьиц изменяется в незначительных пределах и составляет 1,2–1,7 на обеих сторонах листа.

Представленность типов устьичных комплексов
R. iremelica на градиенте юг–север

Ценопопу- ляция	Тип устьичных комплексов, %		Ценопопу- ляция	Тип устьичных комплексов, %	
	аномоцитный	гемипара- цитный		аномоцитный	гемипарацит- ный
1	94,4	5,6	5	64,1	35,9
	93,1	6,9		67,5	32,5
2	92,0	8,0	4	70,8	29,2
	89,6	10,4		72,7	27,3
8	92,4	7,6	6	87,3	12,7
	93,4	6,6		80,2	19,8
3	70,7	29,3	10	68,4	31,6
	79,9	20,1		68,9	31,1
9	93,9	6,1	11	68,0	32,0
	91,5	8,5		59,0	41,0
7	94,5	5,5			
	95,3	4,7			

Примечание: В числителе – адаксиальная, в знаменателе – абаксиальная стороны листа.

Таким образом, число и размеры эпидермальных клеток и устьиц зависят от природно-климатических условий обитания каждой конкретной ценопопуляции. При продвижении с юга на север для *R. iremelica* наблюдается тенденция уменьшения числа эпидермальных клеток и увеличения их размеров, а также тенденция увеличения устьичного показателя и увеличения размеров замыкающих клеток устьиц.

8.1.2. Стоматографические характеристики листа

Как и для большинства представителей сем. *Crassulaceae* [Паланов, 1988, 1989; Ільїнська, 1990], для *R. iremelica* характерны амфистоматические листья.

У *R. iremelica* определено два типа устьичных комплексов: аномоцитный и гемипарацитный (см. рис. 16, 17).

У особей *R. iremelica*, обитающих на разных высотах, изменяются не только число устьиц и размеры замыкающих клеток, но и соотношение типов устьичных комплексов. В южных ценопопуляциях, обитающих в более теплых и менее влажных условиях, высокая доля гемипарацитных, а в северных, более увлажненных местах – аномоцитных устьичных комплексов (табл. 14).

Во всех ценопопуляциях адаксиальная и абаксиальная стороны листа имеют сходное соотношение типов устьиц, свойственное данной ценопопуляции. Доля аномоцитных типов устьиц во всех ценопопуляциях самая многочисленная. Встречаемость гемипарацитных устьичных комплексов колеблется от 5,5 до 35,9% на адаксиальной стороне листа и от 4,7 до 41,0% на абаксиальной.

Таким образом, соотношение типов устьичных комплексов у *R. iremelica* зависит от природно-климатических условий экотопа. В южных и низкогорных ценопопуляциях возрастает доля гемипарацитных типов устьиц.

Отличается *R. iremelica* от *R. rosea* и по типам устьичных комплексов. Для *R. rosea* ранее показано наличие модифицированно-го анизокитного типа устьичного комплекса [Ільїнська, 1990].

8.1.3. Структура мезофилла листа

Лист *R. iremelica* дорзовентральный, эпидерма однослойная на обеих сторонах листа. Для *R. iremelica* характерна хорошо развитая паренхима, структура которой (число слоев столбчатой и губчатой паренхимы, объем межклетников) зависит от экологических условий обитания растений.

Для особей *R. iremelica* северных (высокогорных) ценопопуляций, обитающих в условиях умеренной и высокой влажности почвы и воздуха, характерна относительно тонкая пластинка листа. Мезофилл практически не дифференцирован на столбчатую и губчатую паренхимы (рис. 18, а). Лишь один слой клеток, прилегающий к верхней эпидерме, чуть вытянутой формы, остальные клетки мезофилла имеют округлую, овальную и неправильную формы. Клетки мезофилла мелкие. Мезофилл плотный. Межклетники развиты слабо или не развиты вообще. Их парциальный объем незначительный.

В южных ценопопуляциях, обитающих в теплых условиях с меньшей обеспеченностью влагой почвы и воздуха, листья растений утолщены. Паренхима дифференцирована на столбчатую (1–2 ряда) и губчатую ткани (рис. 18, б). Клетки губчатой паренхимы растений южных популяций крупнее, чем у растений северных популяций, и имеют вытянутую и овальную формы. Мезофилл рыхлый. Хорошо развитые межклетники занимают большую часть общего объема мезофилла.

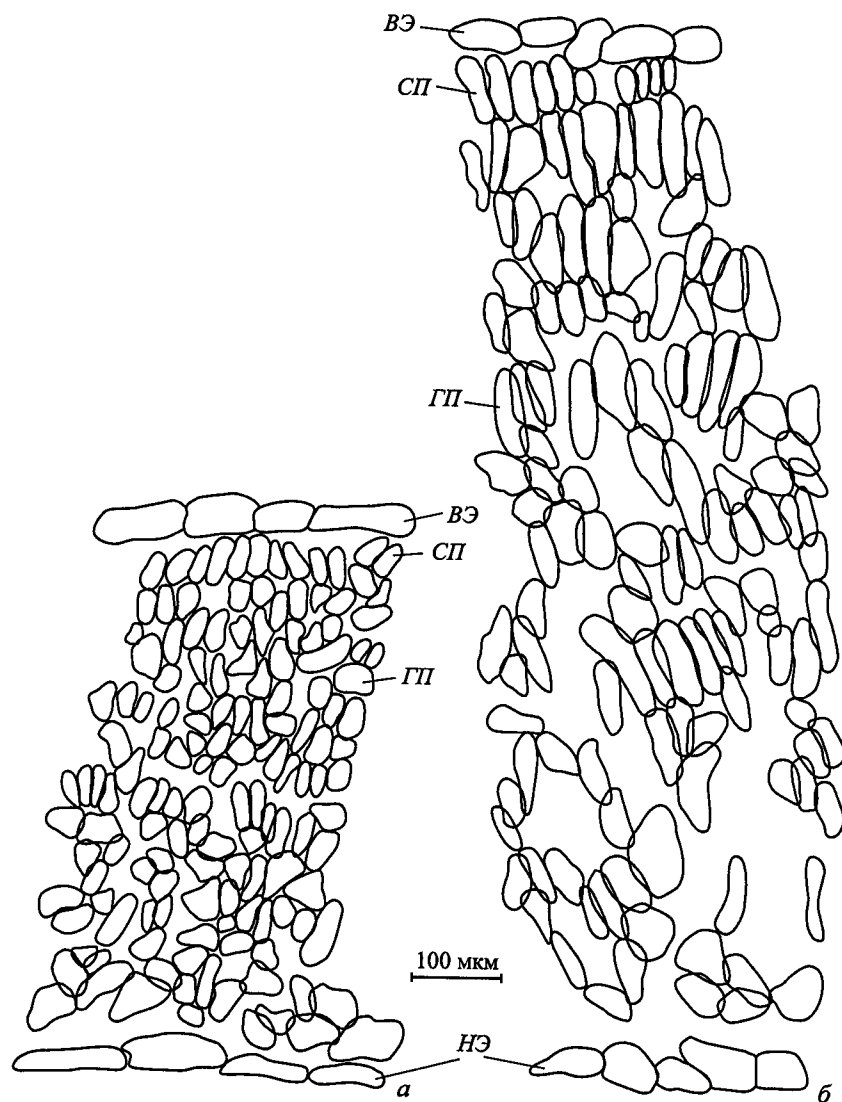


Рис. 18. Поперечный срез листа *R. iredelica* северных (а) и южных (б) популяций

ВЭ – верхняя эпидерма листа, НЭ – нижняя эпидерма листа, СП – столбчатая паренхима, ГП – губчатая паренхима

Сравнивая образцы *R. rosea* уральского и арктического происхождения, Д.С. Бачаров [2002] также приходит к выводу, что при продвижении на север, в условиях, более холодных с коротким вегетационным периодом, уменьшается число клеток мезофилла, однако увеличивается коэффициент палисадности ткани за счет увеличения размеров клеток мезофилла. Число слоев палисадной ткани не меняется в зависимости от экологических условий обитания и остается постоянным и равным двум.

По материалам Г.М. Борисовской [1960], для видов рода *Rhodiola* характерен такой тип морфогенеза листа, при котором не происходит дифференции мезофилла на губчатую и столбчатую ткани. А.П. Ильинская [1990], исследуя анатомические признаки *R. rosea*, обитающей в Карпатах, отмечает, что мезофилл дорзовентральный. Палисадная ткань представлена двумя слоями плотно размещенных круглых клеток. Губчатая паренхима представлена 3–4 слоями также плотно размещенных клеток.

В целом для *R. iredelica* характерна такая же структура мезофилла листа, что и для других представителей рода, которая может меняться в зависимости от экологических условий обитания.

8.2. Изменчивость морфологических признаков вегетативных и репродуктивных органов

8.2.1. Изменчивость количественных признаков вегетативных и репродуктивных органов

Характеристика репродуктивных и вегетативных органов *R. iredelica* представлена в табл. 15. С повышением абсолютной высоты над уровнем моря и продвижением с юга на север заметно уменьшаются размеры следующих признаков: длина побегов в 2 раза (от 28,7 до 14,9 см) и число побегов в 10–12 раз (от 37,3 до 3,2 шт.) (рис. 19, 20). Кроме того, в целом уменьшаются и такие параметры, как высота, диаметр и индекс соцветий; длина листьев средней и нижней формаций; площадь и индекс листьев средней формации; размеры метамеров.

Не проявили тенденцию к увеличению на градиенте такие признаки, как длина листьев верхней формации (подсоцветные листья) (рис. 21) и ширина листьев срединной формации. Следует отметить, что изменение формы листьев срединной формации

Таблица 15

Морфометрические характеристики *R. iremelica*

Морфологический признак	Ценопопуляции	
	1	8
Длина побега, см	$14,99 \pm 0,39$	$18,71 \pm 2,08$
Число побегов, шт.	$17,19$	$42,98$
Число листьев на побеге, шт.	$3,15 \pm 0,33$	$21,44 \pm 3,81$
	$66,50$	$73,27$
	$58,09 \pm 1,70$	$48,38 \pm 3,11$
Длина листьев верхней формации, мм	$19,44$	$24,91$
	$11,84 \pm 0,45$	$13,78 \pm 0,92$
Параметры листьев срединной формации	$24,57$	$25,93$
длина, мм	$20,51 \pm 0,60$	$21,77 \pm 1,12$
ширина, мм	$18,20$	$25,83$
	$10,28 \pm 0,32$	$9,22 \pm 0,42$
индекс	$19,32$	$22,97$
	$2,02 \pm 0,05$	$2,37 \pm 0,08$
площадь, см ²	$15,15$	$17,18$
	$1,76 \pm 0,12$	$1,66 \pm 0,15$
Длина листьев нижней формации, мм	$43,17$	$45,14$
	$6,70 \pm 0,22$	$5,88 \pm 0,60$
Параметры соцветия	$21,78$	$39,37$
высота, мм	$10,07 \pm 0,44$	$18,29 \pm 2,47$
	$28,69$	$33,07$
диаметр, мм	$17,59 \pm 0,90$	$29,29 \pm 2,84$
	$33,92$	$23,72$

Примечание. В числителе – среднее значение и его ошибка, в знаменателе – коэффициент вариации.

Ценопопуляции		
3	9	7
$23,14 \pm 1,63$	$25,06 \pm 1,94$	$26,30 \pm 1,61$
$27,20$	$25,72$	$18,31$
$32,79 \pm 5,42$	$9,69 \pm 1,99$	$27,78 \pm 15,3$
$78,66$	$71,16$	$156,04$
$51,38 \pm 2,84$	$52,83 \pm 2,93$	$52,20 \pm 1,90$
$21,38$	$18,42$	$10,94$
$12,60 \pm 0,66$	$16,38 \pm 1,74$	$15,65 \pm 1,87$
$25,22$	$35,30$	$35,80$
$27,83 \pm 0,97$	$26,29 \pm 1,33$	$20,34 \pm 0,71$
$24,26$	$33,96$	$22,25$
$14,15 \pm 0,53$	$10,97 \pm 0,46$	$9,41 \pm 0,36$
$25,76$	$25,90$	$24,57$
$1,99 \pm 0,05$	$2,32 \pm 0,07$	$2,20 \pm 0,05$
$16,40$	$18,72$	$15,14$
$2,81 \pm 0,24$	$2,06 \pm 0,19$	$1,62 \pm 0,01$
$57,69$	$56,65$	$44,61$
$7,72 \pm 0,46$	$5,75 \pm 0,33$	$5,55 \pm 0,34$
$23,17$	$19,09$	$18,24$
$17,50 \pm 1,36$	$10,00 \pm 2,62$	$21,33 \pm 3,34$
$30,02$	$45,46$	$22,15$
$26,29 \pm 2,84$	$11,00 \pm 3,56$	$25,00 \pm 7,07$
$45,39$	$56,04$	$40,00$

происходит преимущественно за счет их удлинения, что приводит к увеличению их индекса. Индекс пластинки листа срединной формации меняется в следующих пределах – от 1,99 до 2,65. У особой ценопопуляции 5 индекс листа составляет 2,65 и приближается к таковому *R. rosea*.

При уменьшении на градиенте юг–север средней длины побега и увеличении среднего числа листьев на нем уменьшаются средние размеры метамеров побега у *R. iremelica* – от 0,76 см до

0,25 см. Ранее этот параметр был оценен нами в 14 ценопопуляциях *R. rosea* Горного Алтая и составил 0,40–0,45 см. В высокогорных ценопопуляциях (1, 12, 13) *R. iremelica* этот параметр составил 0,25–0,35 см. Увеличение числа листьев на побеге – по-видимому, компенсаторный механизм, позволяющий при коротком вегетационном периоде накапливать достаточный объем пластических веществ, обеспечивающих нормальное развитие растений (рис. 22).

Таблица 15 (окончание)

Морфологический признак	Ценопопуляция	
	5	4
Длина побега, см	$26,09 \pm 2,43$	$21,08 \pm 2,41$
Число побегов, шт.	$26,37$	$36,08$
Число листьев на побеге, шт.	$18,89 \pm 5,82$	$37,33 \pm 5,81$
	$87,13$	$79,32$
Длина листьев верхней формации, мм	$44,67 \pm 2,42$	$48,73 \pm 3,06$
	$15,31$	$19,86$
Параметры листьев срединной формации	$26,22 \pm 2,52$	$12,30 \pm 0,68$
	$27,22$	$28,55$
длина, мм	$29,40 \pm 1,20$	$34,58 \pm 1,62$
	$28,17$	$30,81$
ширина, мм	$11,57 \pm 0,51$	$13,95 \pm 0,61$
	$30,81$	$28,66$
индекс	$2,65 \pm 0,09$	$2,51 \pm 0,07$
	$23,34$	$17,21$
площадь, см ²	$2,70 \pm 0,21$	$3,47 \pm 0,30$
	$52,02$	$56,61$
Длина листьев нижней формации, мм	$6,52 \pm 0,37$	$6,50 \pm 0,19$
	$17,85$	$9,10$
Параметры соцветия		
высота, мм	$17,67 \pm 5,31$	$18,00 \pm 2,20$
	$42,48$	$36,66$
диаметр, мм	$21,00 \pm 6,04$	$24,70 \pm 3,78$
	$40,69$	$45,97$

Описывая оба вида, А.Г. Борисова [1939] дает им следующие характеристики: *R. iremelica* – листья “густо сидящие, сближенные”, *R. rosea* – листья “расставленные”. Полагаем, что этот признак не может быть таксономическим, поскольку для *R. iremelica* нами выявлены экотипы с разной густотой листорасположения. Например, в горно-степной ценопопуляции (4) длина метамеров составляет 0,76 см. Здесь формируется экотип *R. iremelica* с “расставленными” листьями, близкий к *R. rosea*.

Ценопопуляция			
6	10	11	Среднее
$26,84 \pm 2,85$	$19,52 \pm 1,82$	$28,74 \pm 2,11$	$23,05 \pm 1,38$
$21,22$	$43,71$	$30,25$	$18,90$
$19,86 \pm 4,49$	$32,89 \pm 7,04$	$30,58 \pm 5,57$	$23,74 \pm 3,56$
$55,43$	$88,23$	$77,23$	$47,45$
$43,00 \pm 3,76$	$49,52 \pm 3,07$	$50,61 \pm 2,93$	$49,94 \pm 1,34$
$17,48$	$29,07$	$23,87$	$8,51$
$15,83 \pm 4,10$	$15,75 \pm 1,11$	$14,95 \pm 0,76$	$15,53 \pm 1,30$
$36,60$	$32,28$	$22,85$	$26,39$
$28,72 \pm 1,61$	$25,55 \pm 0,80$	$23,42 \pm 0,46$	$25,84 \pm 1,42$
$23,09$	$25,35$	$14,18$	$17,43$
$10,67 \pm 0,53$	$11,91 \pm 0,40$	$11,67 \pm 0,30$	$11,38 \pm 0,53$
$20,34$	$26,88$	$18,72$	$14,68$
$2,53 \pm 0,12$	$2,17 \pm 0,06$	$2,05 \pm 0,04$	$2,28 \pm 0,07$
$17,64$	$21,55$	$14,24$	$26,44$
$2,46 \pm 0,26$	$2,75 \pm 0,17$	$1,91 \pm 0,09$	$2,32 \pm 0,19$
$43,25$	$41,84$	$33,34$	$26,44$
$6,56 \pm 0,53$	$6,08 \pm 0,24$	$7,58 \pm 0,43$	$6,48 \pm 0,23$
$23,02$	$18,56$	$23,53$	$11,17$
$20,00 \pm 3,54$	$22,38 \pm 2,17$	$22,22 \pm 2,86$	$17,75 \pm 1,41$
$25,00$	$25,61$	$53,01$	$25,11$
$26,67 \pm 4,08$	$24,88 \pm 3,09$	$29,78 \pm 3,27$	$23,62 \pm 1,81$
$21,65$	$32,90$	$45,28$	$24,19$

На градиенте юг–север также выявлена тенденция уменьшения размеров соцветия (высота и диаметр) *R. iremelica*. Размеры соцветия меняются в следующих пределах: высота 10,0–22,4 мм, диаметр – 11,0–29,8 мм. Самые крупные соцветия отмечены в южных ценопопуляциях (10, 11), самые мелкие – в северных (1, 9). При этом отмечено некоторое уменьшение индекса соцветия (отношение высоты к диаметру) с ухудшением условий (рис. 23), т.е. на этом градиенте наблюдается тенденция перехода формы соцветия от метельчато-щитковидной к щитковидной.

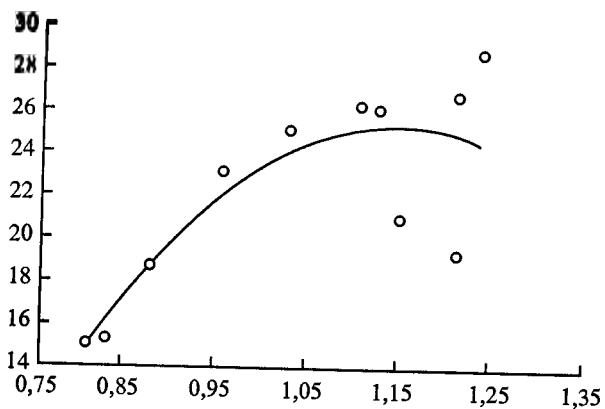


Рис. 19. Изменение средней длины побега *R. iremelica* в ряду ухудшения эколого-ценотических условий

По оси ординат – средняя длина побега в ценопопуляциях, см; по оси абсцисс – эколого-ценотический градиент, построенный по IVC

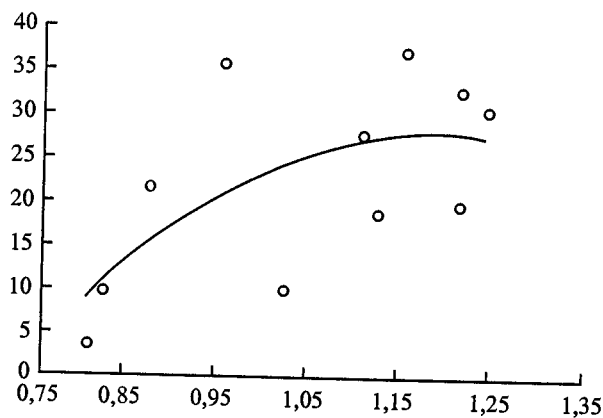


Рис. 20. Изменение среднего числа побегов *R. iremelica* в ряду ухудшения эколого-ценотических условий

По оси ординат – среднее числа побегов, шт.; по оси абсцисс – эколого-ценотический градиент, построенный по IVC

Жизненность растений *R. iremelica* (как реализованность ростовых потенциалов) зависит от условий обитания и понижается с продвижением на север. Индивидуального оптимума по биоморфологическим показателям достигают растения южных ценопопуляций.

Таким образом, с ухудшением условий роста происходит изменение габитуальных признаков *R. iremelica* в сторону “компактизации” растений: уменьшается число побегов, их размер, уменьша-

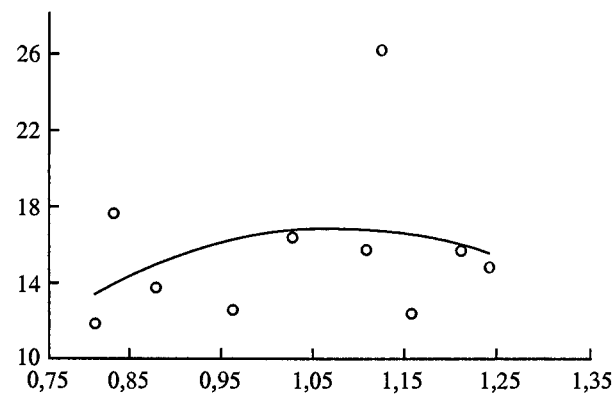


Рис. 21. Изменение средней длины листьев верхней формации *R. iremelica* в ряду ухудшения эколого-ценотических условий

По оси ординат – средняя длина листьев верхней формации, см; по оси абсцисс – эколого-ценотический градиент, построенный по IVC

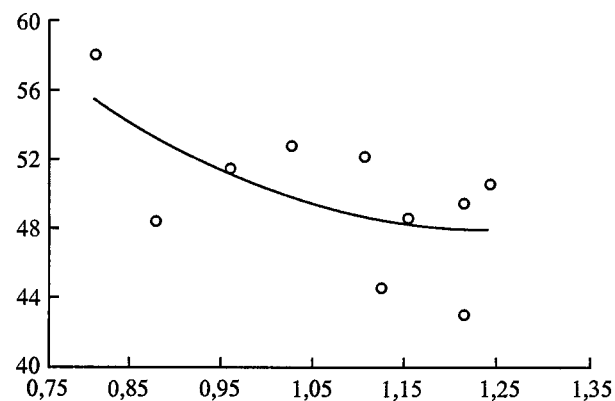


Рис. 22. Изменение среднего числа листьев на репродуктивном побеге *R. iremelica* в ряду ухудшения эколого-ценотических условий без учета приручевой ценопопуляции (2)

По оси ординат – среднее число листьев на репродуктивном побеге, шт.; по оси абсцисс – эколого-ценотический градиент, построенный по IVC

ются размеры листьев, укорачиваются междоузлия, уменьшаются размеры соцветия с переходом их в щитковидную форму.

Уровень вариации исследованных признаков *R. iremelica* различен и меняется от низкого до высокого. Минимальные значения коэффициента вариации выявлены для небольшого числа признаков генеративных органов – параметров семян и листовок,

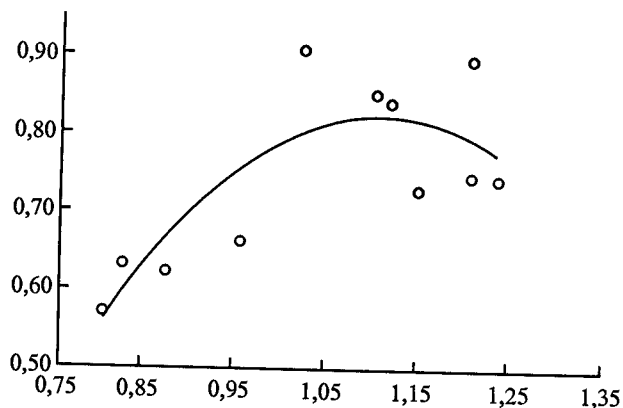


Рис. 23. Изменение среднего индекса соцветия *R. iremelica* в ряду ухудшения эколого-ценотических условий

По оси ординат – средний индекс соцветия; по оси абсцисс – эколого-ценотический градиент, построенный по *IVC*

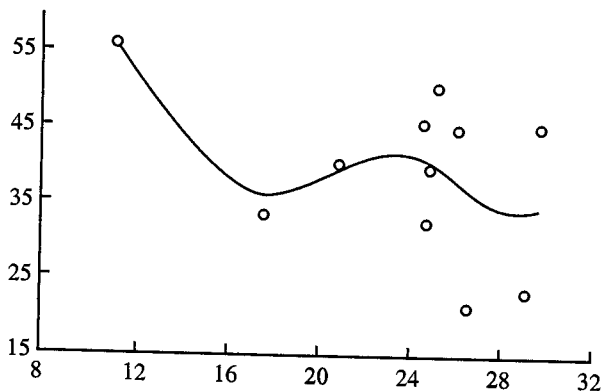


Рис. 24. Зависимость изменчивости (коэффициента вариации) диаметра соцветия от средних значений признака в ценопопуляциях *R. iremelica*

По оси ординат – коэффициент вариации диаметра соцветия; по оси абсцисс – среднее значение диаметра соцветия, см

а также для индекса пластинки листа. Максимальные значения коэффициента вариации (более 100%) выявлены для реальной семенной продуктивности и числа побегов на растении. В целом все признаки *R. iremelica* характеризуются высокой степенью популяционной изменчивости.

Межпопуляционная изменчивость для всех исследованных признаков также высокая, однако показатель изменчивости

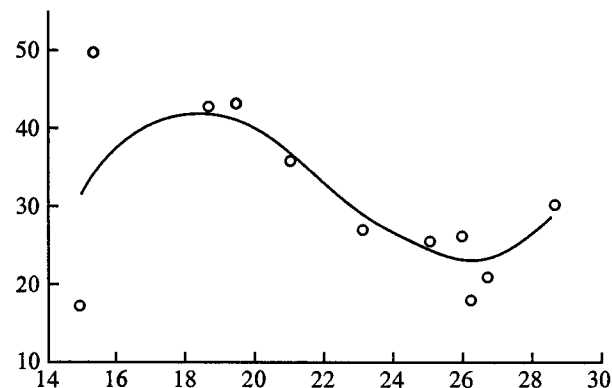


Рис. 25. Зависимость изменчивости (коэффициента вариации) высоты генеративного побега от средних значений признака в ценопопуляциях *R. iremelica*

По оси ординат – коэффициент вариации высоты генеративного побега; по оси абсцисс – среднее значение высоты генеративного побега, см

(коэффициент вариации) колеблется в широких пределах – от 8,5 для числа листьев на побеге и 10,2% для индекса листа срединной формации до 47,5% для числа побегов на растении. Сопоставление популяционной и межпопуляционной изменчивости показывает, что для большинства изученных морфологических признаков изменчивость на межпопуляционном уровне ниже популяционной изменчивости в подавляющем числе ценопопуляций.

Популяционная изменчивость большинства признаков вегетативной и репродуктивной сфер является затухающей в соответствии с терминологией Ю.А. Злобина [1989а,б] – диапазон изменчивости признака уменьшается с возрастанием значения этого признака. На рис. 24 и 25 на примере диаметра соцветия и высоты генеративного побега представлены кривые зависимости изменчивости (коэффициентов вариации) от средних значений признаков. Низкие значения высоты генеративного побега и многих других параметров вегетативной сферы в ценопопуляции 1, не укладывающиеся в общую закономерность, свидетельствуют об обособленности горно-тундровой ценопопуляции на уровне экотипа.

8.2.2. Изменчивость качественных признаков вегетативных органов

Выделены различные формы пластинки листа *R. iremelica* – от округло- и продолговато-яйцевидных до эллиптических и ланцетных (табл. 16).

В большинстве ценопопуляций преобладают особи с листьями эллиптической формы (41–75%). Ланцетные листья встречаются в 11–45% случаев (исключением является ценопопуляция 7–0%), продолговато-яйцевидные – в 10–19%. Реже встречаются листья с округло-яйцевидной формой пластинки (0–16%). Четкой зависимости формы пластинки листа *R. iremelica* от экотопа нами не выявлено.

Вариационный ряд листьев срединной формации *R. iremelica* естественных мест обитания и интродуцированных растений представлен на рис. 26.

Листья интродуцированных растений сохраняют форму, индекс, при этом размеры листа увеличиваются в несколько раз (см. гл. 11).

По характеру зубчатости края пластинки листа *R. iremelica* выделены листья с цельными и зубчатыми краями пластинки листа (табл. 17). Нами различалась зубчатость края пластинки листа двух типов: на $\frac{1}{3}$ и на $\frac{2}{3}$ длины периметра листовой пластинки. По степени зубчатости (рассечения) нами отмече-

Таблица 16

Форма пластинки листа срединной формации *R. iremelica*

Ценопопуляция, номер	Форма пластинки листа, %			
	округло-яйцевидная	продолговато-яйцевидная	эллиптическая	ланцетная
1	12	12	55	21
2	5	25	50	20
8	9	13	61	17
3	10	29	47	14
9	0	10	75	15
7	15	10	75	0
5	5	25	25	45
4	6	12	41	41
6	10	10	60	20
10	16	16	57	11
11	11	19	58	13

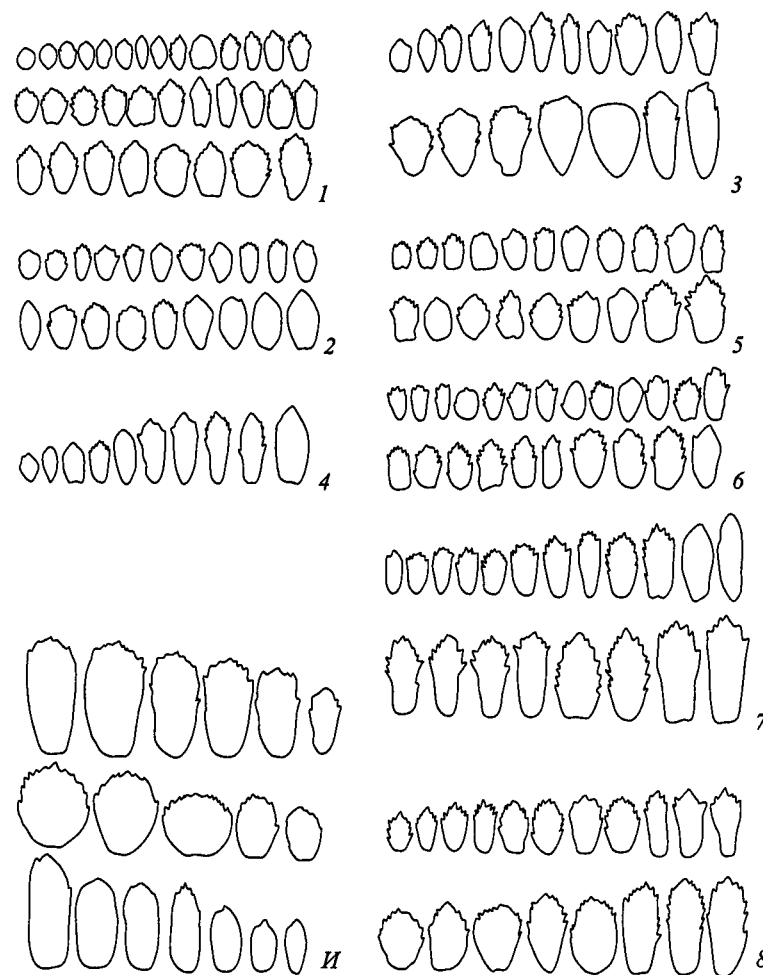


Рис. 26. Вариационный ряд листьев срединной формации *R. iremelica* естественных мест обитания и при интродукции

1–8 – листья растений природных ценопопуляций, номера ценопопуляций соответствуют номерам в тексте, И – листья интродуцированных растений

ны пластинки листа от цельнокрайних до крупно- и неравнозубчатых и даже перисто-лопастных (горно-степная ценопопуляция 10). Выявлено, что чаще в ценопопуляциях встречаются особи с зубчатым краем пластинки листа на $\frac{1}{3}$ периметра (36–65%).

С продвижением на север и ухудшением условий роста в целом увеличивается доля особей в ценопопуляции с цельной

Таблица 17

Характеристика формы края пластинки листа
срединной формации *R. iremelica*

Ценопопуляция, номер	Доля листьев с различной формой края, %		
	зубчатый		цельнокрайний
	на $\frac{2}{3}$ периметра	на $\frac{1}{3}$ периметра	
1	21	36	43
2	10	55	35
8	26	52	22
3	47	43	10
9	25	65	10
7	25	60	15
5	10	60	30
4	29	53	18
6	0	50	50
10	53	47	0
11	13	64	23

пластинкой листа. Исключением является ценопопуляция 6, в которой, несмотря на ее южное местоположение, самый высокий процент особей с цельной пластинкой листа. Результаты наших исследований подтверждаются литературными данными для других видов рода. Так, для *R. rosea* в условиях Северного Урала также характерно при продвижении на север уменьшение размеров листьев и изменение формы и края пластинки листа – от зубчатой и городчатой до мелкозубчатой и цельнокрайней, что, по мнению авторов, снижает величину обмерзания листьев при возврате холодов [Фролов, Полетаева, 1998].

Итак, качественные признаки *R. iremelica* характеризуются полиморфизмом и широкой нормой реакции. Формирование и выраженность признаков зависят, прежде всего, от природно-климатических факторов в местообитаниях отдельных ценопопуляций. В южных ценопопуляциях, где условия для роста более благоприятны, вариабельность признаков формы пластинки листа выше и зубчатость выражена ярче, чем в северных ценопопуляциях.

8.3. Особенности адаптации *Rhodiola iremelica* к условиям обитания на анатомическом и морфологическом уровнях

Как известно, наиболее сильное воздействие на растения оказывают особенности температурного, водного и светового режимов экотопа. Влияние каждого фактора среды в отдельности может вызвать целый спектр изменений органа растений на анатомо-морфологическом уровне. В итоге каждый орган несет в себе структурные приспособления на анатомическом и морфологическом уровнях к целому комплексу абиотических факторов среды обитания.

Анатомо-морфологические признаки *R. iremelica* зависят от экологических условий обитания каждой конкретной популяции (высота над уровнем моря, освещенность, широта местности, температура и влажность почвы и воздуха и др.), и отражают способы адаптации растений к различным условиям обитания. Направление изменений анатомо-морфологических признаков *R. iremelica* на градиенте низкогорье–высокогорье представлено в табл. 18. На указанном градиенте некоторые из исследованных признаков проявляют тенденцию к уменьшению, а некоторые – к увеличению.

На тканевом и организменном уровнях в различной степени выраженности проявляются криоморфные, ксероморфные (склероморфные и суккулентные), гелиоморфные признаки (табл. 19).

При продвижении с юга на север и при поднятии в горы с 850 до 1575 м над ур. моря у *R. iremelica* усиливаются признаки суккулентности листа. По мнению А.А. Бутника и О.В. Тимченко [1987], изучавших строение эпидермы листьев видов сем. *Chenopodiaceae*, степень суккулентности листа находится в прямой зависимости от величины эпидермальных клеток, а число их на единицу площади листа – в обратной, т.е. чем крупнее клетки и меньше их число, тем выше признаки суккулентности листа. Для *R. iremelica* самые крупные клетки при небольшом их числе на единицу площади обнаружены в высокогорных ценопопуляциях 1, 2.

Увеличение размеров клеток в условиях высокогорий отмечено и для других видов растений, например у *Geranium collinum*, *Oxytropis lapponica*, *Papaver croceum* [Мирославов, Кравкина, 1990], *Dactylis glomerata* [Napp-Zinn, 1984]. Крупноклеточность характерна не только для высокогорных растений, но и для растений Крайнего Севера [Буболо, 1984]. Явление крупноклеточности

Таблица 18

Направление изменений анатомо-морфологических признаков
R. iremelica на градиенте низкогорье-высокогорье

Признак	Направление изменения признака
Морфологический	
Число побегов	Уменьшается
Высота побегов	"
Длина метамеров	"
Размеры листьев	"
Зубчатость по краю листа	"
Размеры соцветия	"
Анатомический	
Число эпидермальных клеток	"
Размеры эпидермальных клеток	Увеличиваются
Число устьиц	Уменьшается
Размеры замыкающих клеток устьиц	Увеличиваются
Устьичный показатель	"
Доля аномоцитных устьичных комплексов	"
Доля гемипарацитных устьичных комплексов	Уменьшается
Структура мезофилла	
гомогенная	Увеличивается
рыхлая	Уменьшается
Парциальный объем мезофилла	"
Парциальный объем межклетников	"
Число слоев столбчатой паренхимы	"
Размеры клеток мезофилла	"

Е.А. Мирославов и И.М. Кравкина [1990], исследовавшие анатомию листа растений, произрастающих в горах на разных высотах, объясняют недостатком тепла и влаги, высокой освещенностью. По-видимому, на Южном Урале условиями, определяющими крупноклетность в северных ценопопуляциях *R. iremelica*, также являются недостаток тепла и высокая инсоляция. Крупноклетность высокогорных и арктических растений Ю.В. Гамалей [2002] объясняет эндополиплоидией вследствие разобщения митоза и цитокинеза в условиях низких температур окружающей среды.

У растений *R. iremelica* с увеличением абсолютной высоты над ур. моря увеличивается вдвое устьичный показатель, размеры замыкающих клеток устьиц также увеличиваются в

Таблица 19

Выраженность экологических признаков *R. iremelica*
на градиенте низкогорье-высокогорье

Экологический признак	Ценопопуляции	
	низкогоренная	высокогоренная
Криоморфный	—	Габитус растений компактный; листья мелкие, цельнокрайние или зубчатые на $\frac{1}{3}$ периметра края листа; мезофилл плотный, гомогенный; клетки паренхимы мелкие, округлые; эпидермальные клетки крупные при незначительном их числе; уменьшение числа устьиц; создание микроклимата в пределах побега за счет густо сидящих листьев; увеличение прегенеративного периода развития; длительный онтогенез; увеличение содержания вторичных метаболитов
Ксероморфный	Увеличение доли гемипарацитного типа устьичных комплексов; зубчатость по краю пластинки листа на $\frac{1}{3}$ и $\frac{2}{3}$ периметра листа; создание микроклимата в пределах особи за счет увеличения числа побегов	Габитус растений компактный; листья мелкие; мезофилл плотный, гомогенный; клетки паренхимы мелкие, округлые; эпидермальные клетки крупные при незначительном их числе
Суккулентный	Утолщение пластинки листа; увеличение парциального объема мезофилла; увеличение размеров клеток мезофилла; сильная вакуолизированность клеток мезофилла; увеличение числа слоев мезофилла; тип мезофилла рыхлый, дорзовентральный	Увеличение размеров эпидермальных клеток
Склероморфный	—	Уменьшение толщины пластинки листа; плотный, слабо выраженный дорзовентральный тип мезофилла с мелкими клетками и незначительным парциальным объемом межклетников; уменьшение числа слоев столбчатой и губчатой паренхимы

Таблица 19 (окончание)

Экологический признак	Ценопопуляции	
	низкогорная	высокогорная
Гелиоморфный	Утолщение пластинки листа; увеличение парциального объема мезофилла; увеличение размеров клеток мезофилла; увеличение числа слоев мезофилла; тип мезофилла рыхлый, дорзовентральный; увеличение парциального объема межклетников; увеличение числа устьиц на единице поверхности; листья расставленные	Увеличение содержания вторичных метаболитов

2,5–2,8 раза, что свидетельствует о проявлении ксероморфности. Полученные результаты находят объяснение в литературе [Мирославов, Кравкина, 1990]. По мнению этих авторов, изменение в числе устьиц связано с изменением регуляции газообмена растений в условиях высокогорья. С повышением абсолютной высоты на ур. моря уменьшается содержание углекислого газа в атмосфере, что приводит к усилению газообмена через увеличение числа устьиц. Формирование устьиц не только на нижней, но и на верхней стороне листа существенно увеличивает проводимость для углекислого газа, что может иметь адаптивное значение.

Полученные нами результаты об изменении соотношения типов устьичных комплексов в зависимости от условий обитания согласуются с данными по другим видам. По мнению Т.А. Остроумовой [1985], типы устьичных комплексов у видов рода *Elaeosticta* меняются в зависимости от условий обитания, в засушливых условиях преобладают гемипарацитные, а в увлажненных – аномоцитные.

В южных ценопопуляциях, обитающих в более теплых и сухих условиях, мезофилл дорзовентральный, рыхлого типа, с большим объемом межклетников. Приспособление к недостатку влаги выражается в виде большей толщины пластинки листа. Результаты исследований изменчивости структуры мезофилла листа *R. iremelica* также согласуются с данными, имеющимися в литературе по другим видам. Так, С.Н. Шереметьев [2002] отмечает, что при увеличении влажности почвы и

воздуха у двудольных растений парциальный объем губчатой паренхимы уменьшается.

Характеризуя растения высокогорий, Ю.В. Гамалей [2002] относит их к экологической группе криофитов, основными анатомическими чертами которых являются уплотнение их тканей, слабая вакуолизация клеток, низкий процент межклетников, повышенное число устьиц на единицу поверхности и т.д. Наиболее близки к этой характеристике особи *R. iremelica* ценопопуляций 1, 2.

Несмотря на то что ценопопуляции вида достаточно изолированы и для каждой из них присущи свои структурно-функциональные особенности на анатомо-морфологическом уровне, комплекс адаптивных анатомических признаков *R. iremelica* трудно разделить на чистые криоморфные, ксероморфные (склероморфные и суккулентные) и гелиоморфные. Полученные результаты выявили два направления адаптогенеза. Одно из них связано с приспособлением к теплым и недостаточно увлажненным условиям обитания (южные ценопопуляции). Другое направление адаптогенеза – приспособление к холодным, умеренно увлажненным условиям с сильными ветрами и инсоляцией (северные ценопопуляции).

В северных ценопопуляциях условия высокогорий формируют экологический тип *R. iremelica* с более выраженными криоксероморфными и склероморфными признаками (см. табл. 19).

На организменном уровне к криоморфным и ксероморфным признакам относится небольшой габитус растений с мелкими листьями. Компактный габитус позволяет растениям *R. iremelica* сопротивляться сильным ветрам. Увеличение транспирации при сильных ветрах преодолевается густо сидящими и сближенными листьями на побегах. Большое число плотно расположенных листьев на побеге дает возможность создавать и сохранять особые микроклиматические условия в пределах побегов при незначительном их числе.

На тканевом и клеточном уровнях к криоморфным и ксероморфным признакам относятся плотный, почти гомогенный мезофилл с мелкими клетками, а также уменьшение числа устьиц на единице поверхности и укрупнение размеров эпидермальных клеток при незначительном их числе. Увеличение размеров эпидермальных клеток некоторыми авторами рассматривается и как суккулентный признак [Бутник, Тимченко, 1987]. Такие структурные изменения, как уменьшение толщины листовой пластинки, плотный, слабо выраженный дорзовентральный тип мезофилла с мелкими клетками и незначительным парциальным объемом межклетников, уменьшение числа слоев столбчатой и губ-

чатой паренхимы, отражают склероморфные признаки особей *R. iremelica*.

Ю.В. Гамалей [2002], характеризуя растения высокогорий, отмечает, что такие признаки, как уменьшение площади пластинки листа, уплотнение их тканей, слабая вакуолизация клеток, низкий процент межклетников, повышенное число устьиц на единицу поверхности, связаны с подавлением роста и растяжения клеток листа при низких температурах. Показано, что эти явления лишь частично генетически детерминированы и при переносе в ростовые камеры на фоне повышенных температур растения отвечают интенсивными ростовыми процессами. Подтверждают это положение наши исследования с *R. iremelica* при интродукции и культивировании *in vitro* – при этом происходит интенсификация ростовых процессов.

При интродукции растений *R. iremelica* высокогорных ценопопуляций, средние размеры листьев увеличиваются более чем в 2 раза (рис. 26), средняя высота побегов увеличивается в 2 раза и достигает $24,6 \pm 1,3$ см, что почти соответствует размеру особей низкогорных ценопопуляций. При этом выявлено значительное усиление корреляции в развитии органов в условиях интродукции и проявлений черт виолентности у *R. iremelica*. Увеличение площади пластинки листа, наблюдаемое при интродукции, происходит за счет растяжения клеток и интенсивности роста базальной и маргинальной меристем листа.

Наиболее сильно изменяется пластинка листа *R. iremelica* в условиях культуры *in vitro*. На фоне высоких температур на светоплощадках (25°), сидячие листья становятся ложночешуйчатыми (за счет более продолжительной активности базальной меристемы листа) и имеют сильно оттянутое основание (см. гл. 13).

В южных ценопопуляциях формируется экологический тип *R. iremelica* в большей степени с ксероморфными, гелиоморфными и суккулентными признаками (см. табл. 19). Высокая температура в летний период и длительная вегетация в южных ценопопуляциях приводят к нагреванию мясистых листьев и стеблей *R. iremelica*, что в свою очередь усиливает транспирацию. Этому способствует и увеличение парциального объема межклетников и числа устьиц на единицу поверхности листа, а также изменение формы клеток паренхимной ткани. Л.А. Иванова и В.П. Пьянков [2002] отмечают, что увеличение объемных показателей мезофилла способствует более эффективному газообмену. Преодолеть значительное на-

гревание вегетативных и репродуктивных органов особи *R. iremelica* могут благодаря рыхлой структуре побега и расставленным листьям на нем. Уменьшить транспирирующую поверхность при относительно большой площади листа позволяет зубчатость по краю пластинки листа. Кроме этого, большое число побегов на растении (до 40 шт.) позволяет создавать особый микроклимат в пределах объема, занимаемого растением, и уменьшает обезвоживающий эффект транспирации.

Защищаться растениям *R. rosea* и *R. iremelica* от теплового шока позволяют присутствующие в них фенольные соединения. Известно, что вегетативные и репродуктивные органы суккулентов [Горышина, 1979], в том числе *R. rosea* и *R. iremelica*, нагреваются до температуры 50–60° и обладают жаростойкостью. Для *R. rosea* летальной (при которой повреждается более 50% листовой пластинки) является температура в фазу вегетации – 53–62°, цветения – 59–65°, плодоношения – 62° [Саратиков, Краснов, 1987; Ким 1999]. Фенольные соединения, и салидрозид в их числе, обладают устойчивостью к высоким температурам (50–60°) [Шретер и др., 1992]. При этом максимальное содержание салидрозида приходится на период цветения–начало плодоношения [Саратиков, Краснов, 1987; Некратова и др., 1992]. По-видимому, обладая жаростойкостью и антиоксидантной активностью [Ишмуратова, 2001, 2002б; Гарифуллина и др., 1998, 2000], фенольные соединения, в том числе и салидрозид, участвуют в защите растений от теплового шока.

R. iremelica как представитель сем. *Crassulaceae* является суккулентом [Горышина, 1979]. Основной способ преодоления засушливых условий – накопление больших запасов воды. Оводненность тканей у суккулентов очень высокая (до 95–98%). Значительная часть водного запаса – “связанная” вода. Соотношение “свободная”/“связанная” вода у *R. rosea* может меняться в зависимости от экотопов, в которых обитают растения [Ким, 1999]. Для растений избыточного увлажнения характерно преобладание “свободной” воды, растений ограниченного водоснабжения – “связанной”. При недостатке влаги в воздухе и корнеобитаемом слое у растений развивается дефицит водного насыщения, который растения различных классов решают по-разному [Шереметьев, 2002]. У двудольных растений, в том числе и у *R. iremelica*, дефицит водного насыщения преодолевается за счет увеличения парциального объема мезофилла, что в большей степени выражено у особей южных

ценопопуляций, или же за счет увеличения размеров эпидермальных клеток, как, например, у особей северных ценопопуляций.

Увеличение объема мезофилла у *R. iremelica* происходит за счет его многослойности и укрупнения размеров паренхимных клеток. Все это приводит к утолщению пластинки листа и большому проявлению листовой суккулентности.

Е.Ф. Ким [1999] отмечает, что наибольшей водоудерживающей способностью обладают растения *R. rosea*, обитающие в условиях ограниченного водоснабжения, уровень оводненности тканей растений в этих условиях поддерживается на высоком уровне – 84,7–89,7%.

Перечисленные признаки позволяют выжить *R. iremelica* в суровых условиях континентального климата Южного Урала и проявлять как холодо-, так и засухоустойчивость.

Формирование *R. iremelica* как вида на Южном Урале связано с более сухими и теплыми климатическими условиями, чем в высокогорьях Южной Сибири, где происходило становление *R. rosea*. Поэтому при интродукции в условиях Предуралья *R. iremelica* в отличие от *R. rosea* в условиях засушливого года (1995 г.) имеет длительную вегетацию и повторно цветет (см. гл. 12).

Итак, в различных условиях обитания при разной напряженности климатических факторов у особей *R. iremelica* формируются структурные изменения на клеточном, тканевом и организменном уровнях. В ходе адаптогенеза сохранился основной тип биоморфы *R. iremelica*, хотя габитус растений и некоторые анатомо-морфологические характеристики изменились, что привело к формированию разных экотипов.

В северных ценопопуляциях формируются компактные растения с мелкими параметрами вегетативных и репродуктивных органов, небольшим числом побегов и густо сидящими и сближенными, в большинстве случаев цельнокрайними или на $1/3$ края пластинки листа зубчатыми листьями с аномоцитным типом устьичного комплекса и с большей степенью выраженности криоксероморфных и склероморфных черт.

На юге формируется экотип с крупным, превышающим в 2 раза и более горно-тундровые растения, габитусом, с многочисленными побегами и расставленными на них утолщенными листьями с зубчатостью на $1/3$ и $2/3$ периметра края пластинки, с гемипарацитными и аномоцитными типами устьичных комплексов, с большей степенью выраженности ксероморфных, гелиоморфных и суккулентных признаков.

8.4. Структура изменчивости листа

Одной из ключевых характеристик, определяющих состояние особи и в конечном итоге популяции, можно считать степень целостности или интегрированности признаков на анатомо-морфологическом уровне, обеспечиваемую взаимообусловленным и адаптивным развитием в онтогенезе различных структур организма. Результирующий эффект адаптивного морфогенеза проявляется через становление корреляционной структуры организма. Корреляционная структура растительного организма достаточно гибка и может меняться как в ходе онтогенеза, так и в различных условиях у особей одного возрастного состояния, в том числе и при переходе от оптимальных условий обитания к пессимальным. При этом меняется не только сила связей между исследованными признаками, но и размах их варьирования.

Для анализа структуры изменчивости признака и групп признаков Н.С. Ростова [2002] предлагает оценивать соотношение общей (коэффициент вариации признака – CV , %) и согласованной (усредненный по признаку квадрат коэффициента корреляции – R_{ch}^2) изменчивости. По особенностям соотношения общей и согласованной изменчивости выделены следующие группы признаков:

1) сильно варьирующие признаки с высоким уровнем детерминированности. Это эколого-биологические индикаторы адаптивной изменчивости организмов – признаки, отражающие согласованную изменчивость особей в неоднородной среде;

2) высокая согласованная изменчивость при низкой общей изменчивости признаков. Это биологические индикаторы – “ключевые” признаки или показатели, изменения которых определяют общее состояние системы;

3) низкие общая и согласованная изменчивость признаков свидетельствует об автономизированности их развития. Это генотипические или таксономические индикаторы;

4) высокая общая изменчивость и низкая согласованная изменчивость признаков. Изменчивость этих признаков определяется преимущественно влиянием внешних факторов. Это экологические индикаторы, изменения которых слабо согласованы с общей системой организма.

Нами для сравнительного анализа общей и согласованной изменчивости взяты анатомические и морфологические признаки листа. В качестве морфологических использованы такие признаки листа, как длина, ширина, площадь и индекс, в

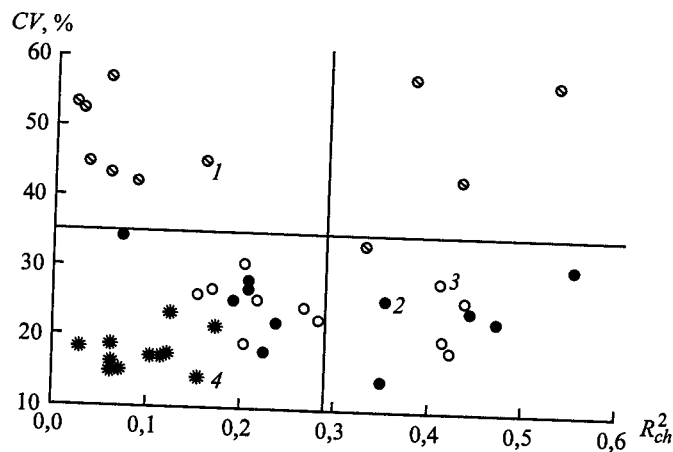


Рис. 27. Структура изменчивости признаков листа *R. iremelica* в исследованных популяциях

1 – площадь листа, 2 – длина листа, 3 – ширина листа, 4 – индекс листа

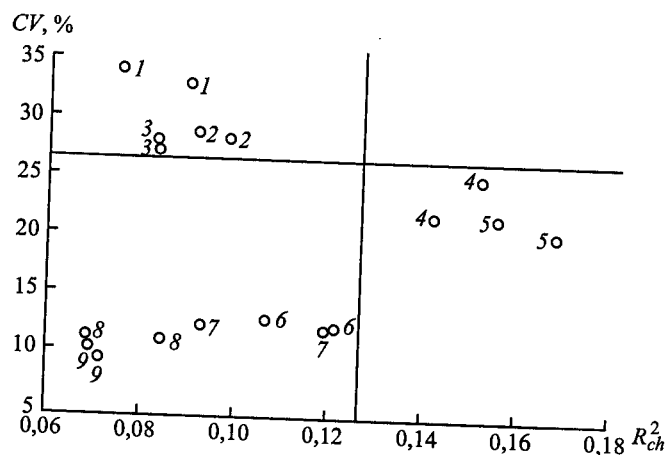


Рис. 28. Структура изменчивости анатомических признаков эпидермы листа *R. iremelica* (усреднено для всех ценопопуляций)

1 – индекс клеток, 2 – длина клеток, 3 – ширина клеток, 4 – число устьиц, 5 – устьичный показатель, 6 – длина устьиц, 7 – ширина устьиц, 8 – число клеток, 9 – индекс устьиц

качестве анатомических – признаки эпидермы листа. Координация анатомических и морфологических признаков листа *R. iremelica* в пространстве общей и согласованной изменчивости представлена на рис. 27 и 28. На рис. 27 отображена структура изменчивости морфологических признаков листа каждой из 11 ценопопуляций *R. iremelica*; на рис. 28 – структура измен-

чивости анатомических признаков адаксиальной и абаксиальной эпидермы листа, усредненной для всех ценопопуляций. Коэффициенты детерминации и коэффициенты вариации анатомических и морфологических признаков листа представлены в табл. 20 и 21.

Коэффициент детерминации морфологических признаков листа *R. iremelica* (R^2_{ch}) меняется от 0,019 до 0,553. Наименее детерминированным и наименее изменчивым признаком, т.е. обладающим низкой общей и согласованной изменчивостью, является индекс листа (см. рис. 27, табл. 21). Для вида в целом среднее значение коэффициента детерминации индекса листа составляет 0,098, коэффициента вариации – 17,7%. Этот признак отнесен нами к третьей группе признаков и может выступать в качестве таксономического индикатора. Использование этого признака как таксономического для видов рода *Rhodiola* было предложено в ряде работ [Паутова, 1992, 1993, 1995; Ишмуратова, 1996, 2002а; Ишмуратова, Сацыперова, 1998; Лариненко и др., 1998].

Среди морфологических признаков листа эколого-биологическим индикатором адаптивной изменчивости организма, отражающим согласованную изменчивость особи в неоднородной среде, является такой признак, как площадь листа срединной формации. Для вида в целом этот признак характеризуется высоким показателем коэффициента вариации (47,9%) и относительно высоким показателем коэффициента детерминации (0,191).

Размеры (длина и ширина) листа нами отнесены ко второй группе признаков, определяющих общее состояние системы и выступающих как биологические индикаторы, или “ключевые” признаки организма. Для вида в целом эти признаки характеризуются самыми высокими среди изученных признаков показателями коэффициентов детерминации (0,300 и 0,288 соответственно) и относительно низкими значениями коэффициентов вариации (24,8 и 24,5% соответственно).

Коэффициент вариации морфологических признаков листа *R. iremelica* меняется в пределах от 14,2 до 57,7% (см. рис. 27, табл. 21).

Коэффициент детерминации анатомических признаков эпидермы листа *R. iremelica* (R^2_{ch}) колеблется от 0,027 до 0,226 на обеих сторонах листа (см. рис. 28, табл. 20). Коэффициент вариации анатомических признаков в ценопопуляциях изменяется от 5,2 до 54,0%. Обращает на себя внимание следующий факт: значения общей и согласованной изменчивости анатомических признаков на адаксиальной и абаксиальной сторонах листа очень близки.

Таблица 20

Коэффициенты детерминации анатомических признаков
эпидермы листа *R. iremelica*

Ценопопу- ляция	Число эпидер- мальных клеток	Число устьиц	Устьичный показатель	Эпидермальные клетки
				длина
1	0,069	0,126	0,135	0,072
	0,158	0,106	0,085	0,113
2	0,162	0,177	0,208	0,075
	0,037	0,139	0,128	0,058
3	0,084	0,154	0,173	0,114
	0,070	0,196	0,209	0,076
4	0,117	0,138	0,178	0,091
	0,082	0,176	0,226	0,087
5	0,046	0,117	0,123	0,085
	0,054	0,177	0,138	0,121
6	0,059	0,136	0,163	0,092
	0,046	0,113	0,132	0,072
7	0,086	0,113	0,156	0,082
	0,057	1,162	0,114	0,070
8	0,066	0,110	0,152	0,081
	0,072	1,120	0,163	0,100
9	0,103	0,195	0,191	0,120
	0,077	1,165	0,195	0,110
10	0,084	0,159	0,181	0,120
	0,058	1,155	0,158	0,113
11	0,057	0,137	0,183	0,124
	0,044	0,167	0,164	0,083
Среднее значение для вида	0,085	0,142	0,168	0,098
	0,069	0,152	0,156	0,091

Примечание. В числителе – адаксиальная сторона листа, в знаменателе – абаксиальная.

Среди анатомических признаков к первой группе признаков, обладающих высокой общей и согласованной изменчивостью и являющихся эколого-биологическими индикаторами адаптивной изменчивости, нами отнесены число устьиц и устьичный показатель на обеих сторонах листа (см. рис. 28, табл. 20).

Эпидермальные клетки		Замыкающие клетки устьиц		
ширина	индекс	длина	ширина	индекс
0,077	0,093	0,056	0,137	0,094
0,048	0,107	0,099	0,147	0,054
0,063	0,057	0,093	0,100	0,056
0,076	0,065	0,071	0,071	0,062
0,101	0,078	0,102	0,085	0,048
0,076	0,062	0,137	0,126	0,059
0,089	0,098	0,094	0,083	0,053
0,054	0,079	0,119	0,095	0,164
0,057	0,136	0,110	0,082	0,058
0,082	0,111	0,115	0,088	0,093
0,061	0,109	0,095	0,064	0,077
0,064	0,086	0,134	0,121	0,030
0,079	0,097	0,118	0,080	0,106
0,055	0,094	0,088	0,136	0,078
0,088	0,060	0,062	0,070	0,070
0,128	0,057	0,073	0,091	0,049
0,106	0,116	0,178	0,157	0,064
0,127	0,030	0,173	0,133	0,094
0,120	0,036	0,123	0,100	0,045
0,118	0,027	0,160	0,159	0,029
0,073	0,106	0,141	0,064	0,087
0,080	0,110	0,166	0,143	0,072
0,083	0,090	0,107	0,093	0,069
0,083	0,075	0,121	0,119	0,071

Межпопуляционная изменчивость числа устьиц верхней эпидермы выше, чем внутривидовая изменчивость (см. табл. 12, 13). Можно полагать, что значимость этого признака как индикаторного возрастает с увеличением значения межпопуляционной изменчивости. Действительно, появление

Таблица 21

Коэффициент детерминации и коэффициент вариации
морфологических признаков листа *R. iremelica*

Цено- попу- ляция, номер	R^2_{ch}				CV, %			
	длина	ширина	индекс	пло- щадь	длина	ширина	индекс	пло- щадь
1	0,224	0,204	0,065	0,059	18,2	19,3	15,1	43,2
2	0,205	0,215	0,029	0,019	26,9	25,6	18,5	52,9
3	0,442	0,437	0,061	0,378	24,3	25,8	16,4	57,7
4	0,553	0,410	0,116	0,530	30,8	28,7	17,2	56,6
5	0,207	0,202	0,123	0,027	28,2	30,8	23,3	52,0
6	0,468	0,413	0,120	0,430	23,1	20,3	17,6	43,3
7	0,237	0,267	0,070	0,034	22,2	24,6	15,1	44,6
8	0,352	0,281	0,104	0,157	25,8	23,0	17,2	45,1
9	0,072	0,151	0,061	0,055	34,0	25,9	18,7	56,7
10	0,190	0,168	0,171	0,085	25,4	26,9	21,5	41,8
11	0,348	0,420	0,156	0,331	14,2	18,7	14,2	33,3
Среднее значение для вида	0,300	0,288	0,098	0,191	24,8	24,5	17,7	47,9

устийц на верхней эпидерме свидетельствует о высоком адаптивном значении этого признака. Кроме этого, число устьиц может значительно меняться в зависимости от условий обитания.

К третьей группе признаков, с низкой общей и согласованной изменчивостью и обладающих высокой автономностью развития, нами отнесены индексы, длина и ширина замыкающих клеток устьиц. Для этих признаков выявлены низкие значения как внутри-, так и межпопуляционной изменчивости (см. табл. 12, 13). Эти признаки могут выступать как генетические индикаторы.

Довольно низкими значениями общей и согласованной изменчивости характеризуются такие признаки, как размеры (длина и ширина) замыкающих клеток устьиц и число эпидермальных клеток. Однако необходимо отметить, что межпопуляционная изменчивость этих признаков значительно выше внутривидовой. Поэтому можно характеризовать эти признаки как зависящие от внешних факторов среды и тяготеющие к четвертой группе.

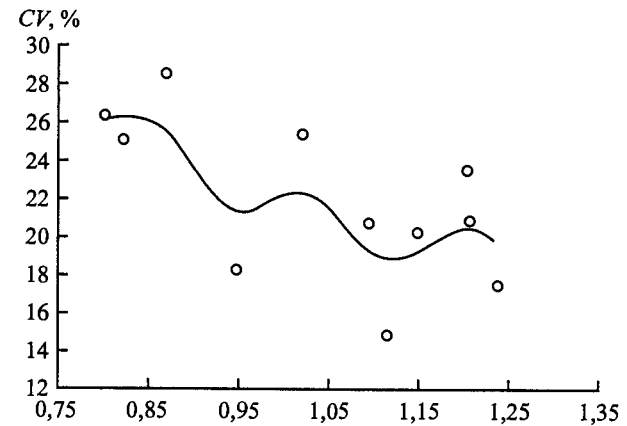


Рис. 29. Изменчивость устьичного показателя нижнего эпидермиса *R. iremelica* в ряду изменения эколого-ценотических условий

По оси ординат – коэффициент вариации (CV, %), по оси абсцисс – индекс виталитета ценопопуляций по размерному спектру (IVC)

Как экологические индикаторы можно дифференцировать такие анатомические признаки, как размеры (длина и ширина) и индекс эпидермальных клеток на обеих сторонах листа.

Изменчивость структурных частей растения и растения в целом Ю.А. Злобин [1989а,б] рассматривает в процессе развития (в онтогенезе), а также в зависимости от положения ценопопуляции на экологическом градиенте и называет это *онтогенетическими тактиками*. Характер изменения морфологических параметров оценивается по изменению уровня их варьирования, оцениваемого по коэффициенту вариации.

Всего им выделяются четыре возможных онтогенетических тактик: стабилизации (варьирование признака стабилизировано), конвергенции (уровень варьирования падает), дивергенции (уровень варьирования возрастает) и неопределенной изменчивости (неопределенные изменения уровня варьирования признака).

Нами рассмотрено варьирование признаков взрослых генеративных особей *R. iremelica* в ряду ухудшения условий произрастания. С ухудшением условий обитания изменчивость некоторых признаков может возрастать, а некоторых, наоборот, уменьшаться. При этом установлено наличие у вида как чистых, так и комбинированных онтогенетических тактик.

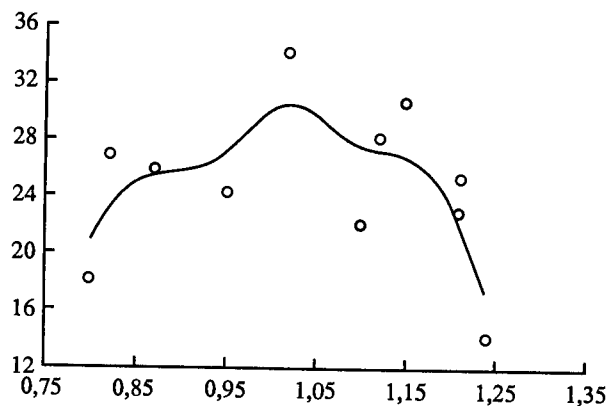


Рис. 30. Изменчивость длины листьев *R. iremelica* в ряду изменения эколого-ценотических условий
Усл. обозн. см. рис. 29

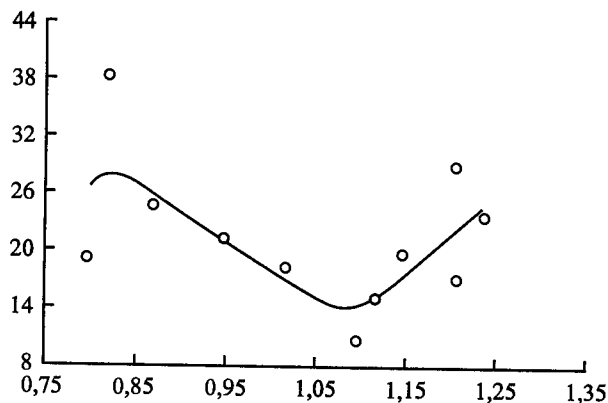


Рис. 31. Изменчивость числа листьев *R. iremelica* в ряду изменения эколого-ценотических условий
Усл. обозн. см. рис. 29

Например, дивергентную тактику проявляет изменчивость числа устьиц и устьичного показателя нижней эпидермы (рис. 29). Дивергентно-конвергентная тактика проявляется в изменчивости длины (рис. 30) и ширины листьев. Конвергентно-дивергентная тактика диктует изменчивость таких признаков, как высота побега, число листьев на побеге (рис. 31). Тактика неопределенной изменчивости отмечается для таких признаков, как число побегов (рис. 32) и индекс клеток нижней эпидермы.

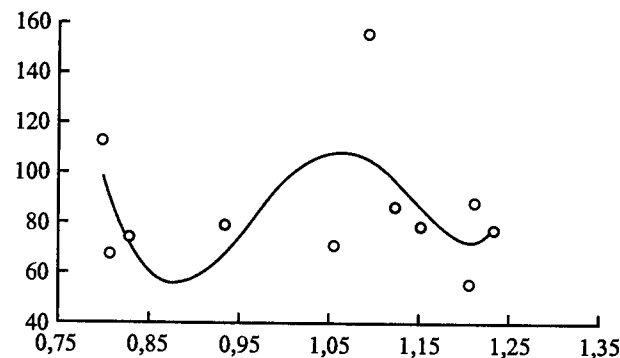


Рис. 32. Изменчивость числа побегов *R. iremelica* в ряду изменения эколого-ценотических условий
Усл. обозн. см. рис. 29

8.5. Изменчивость генетических признаков

Генетическая структура популяций *R. iremelica* и изменчивость генетических признаков с использованием изоферментных маркеров представлены в работах Н.Р. Байрамгулова [2003, 2004].

Установлено, что в целом по сравнению с другими эндемиками вид обладает высоким уровнем генетической изменчивости. Предполагают, что причинами большого запаса генетической изменчивости вида являются, во-первых, феномен “прошлого”, когда *R. iremelica* обладала обширными нефрагментированными популяциями с большим аллельным разнообразием, и, во-вторых, перекрестное опыление. Причины высокой межпопуляционной дифференциации заключаются в малочисленности генеративной фракции популяций и дрейфе генов.

В то же время в работах показано, что каждая отдельная популяция обладает низким уровнем гетерозиготности и аллельного разнообразия. В пределах вида выявлен дефицит гетерозигот, указывающий на повышенный уровень инбридинга в популяциях. Автор полагает, что вегетативное размножение не имеет существенного значения при формировании генотипической структуры изученных популяций. Одновременно большая часть аллелей относится к категории редких. По разным популяциям от 64,3 до 100% (в среднем 86,4%) особей имеют уникальные многолокусные генотипы.

Отмечается, что снижение генетического разнообразия и усиление субпопуляционной дифференциации *R. iremelica*, а так-

же увеличение коэффициента инбридинга являются следствием нерегулируемых заготовок.

Полагаем, что объяснение этих явлений выходит за рамки причин, связанных только с нерегулируемыми заготовками, а является следствием глубоких эколого-генетических процессов, происходящих в популяциях и связанных с особенностями биологии вида. Из работ Н.Р. Байрамгулова следует, что у *R. iremelica* существуют два противоположно направленных процесса: 1) повышение уровня генетического разнообразия *R. iremelica* и увеличение доли (более 80%) уникальных генотипов, 2) снижение уровня генетического разнообразия за счет повышения коэффициента инбридинга и дефицита гетерозигот. Эти процессы могут быть объяснены особенностями биологии вида и подтверждают результаты исследований, полученные нами.

R. iremelica размножается вегетативно и семенами. По-видимому, при семенном способе размножения возможны различные типы и способы опыления: автогамия (самоопыление в пределах цветка и особи) и ксеногамия (энтомофилия и анемофилия) (см. гл. 6, 7, 12). Вероятность самоопыления повышается в ценопопуляциях с высокой долей обоеполых особей. В большинстве ценопопуляций у *R. iremelica* наблюдается двудомность и при перекрестном опылении гетерогенность аллельных частот повышается. Большая часть аллелей относится к категории редких. В неблагоприятных условиях обитания, как правило, включаются иные механизмы размножения – бесполое и, по-видимому, автогамное (см. гл. 6, 7), вследствие этого уменьшается доля гетерозигот и увеличивается коэффициент инбридинга. При этом клоновый способ размножения способствует закреплению адаптивных редких форм в ценопопуляциях, что и приводит к высокой межпопуляционной дифференциации.

Многочисленные исследования генетической изменчивости в популяциях различных травянистых растений (*Centaurea scabiosa*, *Arabidopsis thaliana*, *Taraxacum officinale*, *Plantago major*, *Saxifraga cernua*) свидетельствуют, что генетические процессы в ценопопуляциях и уровень полиморфизма зависят от репродуктивных стратегий вида [Кальченко и др., 1983, 1991; Федоренко, 1991; Шевченко и др., 1991; Лысенко и др., 1999, 2000; Ульянова, 2003, 2004; Капралов, 2003, 2004; Позолотина и др., 2004; и др.]. Генетическое разнообразие видов, биология размножения которых связана с образованием клонов (вегетативное, апомиксис), на фоне неблагоприятных экологических факторов среды (загрязнение, широтный и высотный градиенты) достигается за счет появления и закрепления в конкретных местах обитания редких морф, что способствует выживанию вида. При этом уро-

вень межпопуляционной дифференциации увеличивается. У видов с присутствием перекрестного опыления и самоопыления в биологии размножения на градиенте ухудшения условий обитания увеличивается коэффициент инбридинга, снижается уровень генотипического разнообразия, при этом в популяции наблюдается доминирование определенного генотипа.

Глава 9

ОЦЕНКА ЖИЗНЕННОСТИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ ПО РАЗМЕРНОМУ СПЕКТРУ ОСОБЕЙ

Для координации ценопопуляций *R. iremelica* на градиенте комплексного фактора, благоприятствующему росту растений, нами использовался метод расчета индекса жизненности ценопопуляций (IVC) по размерному спектру. Этот метод был подробно описан в ряде работ [Ишмуратова, Ишбирдин, 2002; Ишбирдин, Ишмуратова, 2004а,б; Ишмуратова, 2004а]. Индекс рассчитывался методом выравнивания средних значений параметров по ценопопуляциям взвешиванием их по среднему значению параметра для всех ценопопуляций с последующим усреднением полученного ряда:

$$IVC = \frac{\sum_{i=1}^N X_i / \bar{X}_i}{N},$$

где X_i – среднее значение i -го признака в ценопопуляции, $\bar{X}_i$ – среднее значение i -го признака для всех ценопопуляций, N – число признаков. Для признаков, показавших тенденцию к увеличению с повышением неблагоприятности условий роста, рассчитывалось обратное отношение: $(\bar{X}_i / X_i)$.

Характер изменения признака мы оценивали по результатам анализа главных компонент и результатам дисперсионного анализа. Все средние значения морфологических и анатомических параметров показали тенденцию роста (число побегов, листьев, размеры листьев, соцветия) или уменьшения (размеры клеток эпидермы, размеры устьиц, устьичный показатель) по ряду увеличения значения ключевого признака – средней высоты побега. Этот признак выбран нами в этом качестве как имеющий высокое варьирование и наиболее часто вносящий максимальный вклад в факторное решение. Дисперсионный анализ показал до-

Таблица 21

**Вклады в варьирование морфологических признаков *R. iremelica*
главных факторов (анализ главных компонент)**

Ценопопуляция	1			2		
Фактор	1	2	3	1	2	3
Длина побега	-0,86	-0,10	0,13	0,90	-0,05	-0,01
Число побегов	-0,55	0,22	-0,59	0,39	-0,39	-0,52
Число листьев	-0,77	0,02	-0,16	0,91	-0,05	0,20
Длина листа						
нижней формации	-0,64	-0,08	0,40	0,85	0,01	0,31
срединной формации	-0,11	-0,89	-0,14	0,28	0,89	0,02
Ширина листа срединной формации	0,06	-0,75	-0,60	0,13	0,92	-0,20
Индекс листа срединной формации	-0,19	-0,18	0,64	0,25	0,04	-0,85
Площадь листа срединной формации	-0,13	0,69	-0,41	0,91	-0,16	0,00
Вклад фактора	2,12	1,92	1,51	3,51	1,83	1,17
Коэффициент исходной общности	0,26	0,24	0,19	0,44	0,23	0,15

Ценопопуляция	7			8		
Фактор	1	2	3	1	2	3
Длина побега	0,85	-0,12	-0,34	0,62	0,78	-0,64
Число побегов	0,55	-0,39	0,41	0,53	-0,16	0,33
Число листьев	0,91	-0,19	-0,20	0,75	-0,07	-0,30
Длина листа						
нижней формации	0,88	-0,15	-0,10	0,52	0,38	-0,44
срединной формации	-0,01	-0,78	0,40	0,50	-0,71	0,05
Ширина листа срединной формации	-0,40	-0,74	-0,18	-0,20	-0,91	-0,30
Индекс листа срединной формации	-0,42	-0,43	-0,01	0,67	0,28	0,51
Площадь листа срединной формации	-0,39	-0,35	-0,67	0,48	-0,26	0,51
Вклад фактора	3,11	1,68	0,98	2,46	1,66	1,42
Коэффициент исходной общности	0,39	0,21	0,12	0,31	0,21	0,18

3			4			5			6		
1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
0,80	0,11	0,20	0,46	0,49	0,30	0,72	-0,62	0,00	-0,78	0,27	-0,45
0,54	0,28	0,54	0,20	0,69	-0,49	-0,27	-0,77	0,00	-0,19	0,34	0,68
0,77	-0,12	-0,19	-0,41	0,72	-0,50	0,78	-0,56	0,07	-0,58	0,68	-0,08
0,86	0,20	0,12	-0,29	-0,73	-0,08	0,80	-0,21	0,11	-0,41	-0,07	-0,71
0,38	-0,77	-0,41	-0,81	-0,14	-0,46	0,07	-0,03	-0,98	0,79	0,45	-0,26
0,12	-0,90	0,26	-0,93	0,21	0,25	0,59	0,36	-0,68	0,37	0,83	-0,01
0,29	0,20	-0,82	0,26	-0,44	-0,81	-0,70	-0,53	-0,27	0,69	-0,42	-0,35
-0,10	-0,35	0,41	-0,89	0,08	0,22	-0,54	-0,49	-0,26	0,48	0,54	-0,22
2,52	1,72	1,45	2,88	2,03	1,56	2,97	1,99	1,58	2,60	2,02	1,42
0,32	0,22	0,18	0,36	0,25	0,20	0,37	0,25	0,20	0,33	0,25	0,18

9			10			11		
1	2	3	1	2	3	1	2	3
-0,32	-0,75	0,31	0,11	0,69	0,58	-0,43	-0,15	-0,58
0,15	-0,48	-0,54	-0,44	-0,14	0,27	0,31	-0,20	-0,40
-0,08	-0,85	0,17	-0,43	0,65	-0,08	-0,54	0,19	-0,60
-0,46	-0,35	-0,13	-0,10	0,07	0,88	-0,65	0,16	-0,42
-0,86	-0,08	-0,10	0,97	0,12	-0,02	-0,49	0,24	0,55
-0,94	0,07	-0,23	0,63	-0,58	0,30	-0,12	0,96	-0,01
0,64	-0,33	0,44	0,54	0,67	-0,30	-0,25	-0,74	0,34
-0,82	0,02	0,27	0,95	0,03	0,11	-0,11	0,77	0,22
3,48	2,08	1,61	2,93	1,74	1,37	3,11	2,36	1,59
0,32	0,19	0,15	0,37	0,22	0,17	0,28	0,21	0,14

Таблица 22

Результаты дисперсионного анализа влияния комплексного экологического фактора (градиент юг–север) на варьирование анатомо-морфологических признаков *R. iremelica*

Анатомо-морфологический признак	Дисперсия		
	факториальная	случайная	общая
<i>Морфологический признак</i>			
Длина побега	4643,90	8229,37	12873,27
Число побегов	22595,41	153694,65	176290,06
Число листьев	9283,80	25252,15	34535,95
Высота соцветия	1439,42	4935,40	6374,82
Диаметр соцветия	1843,65	4837,16	6680,81
Длина листьев			
верхней формации	1550,36	2838,23	4388,59
нижней формации	380,33	800,90	1181,23
срединной формации	8959,74	16500,40	25460,14
Ширина листьев срединной формации	1112,86	3847,36	4960,22
Индекс листа срединной формации	24,62	76,97	101,59
Площадь листа срединной формации	174,71	561,28	735,99
<i>Анатомический признак</i>			
Число клеток			
нижней эпидермы	556246,32	175911,28	732157,60
верхней эпидермы	570624,40	132587,20	703211,60
Число устьиц			
верхней эпидермы	14350,57	19201,83	33552,40
нижней эпидермы	16567,22	33476,23	50043,46
Длина клеток			
верхней эпидермы	235833,65	1055553,01	1291386,66
нижней эпидермы	469589,79	1075496,63	1545086,42
Ширина клеток			
верхней эпидермы	138117,97	481871,17	619989,14
нижней эпидермы	156800,48	499342,46	656142,94
Длина устьиц			
верхней эпидермы	259270,04	31430,88	290700,92
нижней эпидермы	258697,69	26780,28	285477,98
Ширина устьиц			
верхней эпидермы	185633,97	21803,71	207437,67
нижней эпидермы	148335,19	22924,44	171259,63
Устьичный показатель			
верхней эпидермы	2362,75	2959,71	5322,45
нижней эпидермы	802,97	2925,02	3727,99
Индекс клеток			
верхней эпидермы	40,67	274,29	314,97
нижней эпидермы	32,50	360,80	393,29
Индекс устьиц			
верхней эпидермы	13,84	21,09	34,93
нижней эпидермы	3,82	17,69	21,51

Сила влияния фактора	Доверительный интервал силы влияния фактора	Критерий Фишера	Критическое значение критерия Фишера
<i>Морфологический признак</i>			
0,36	0,07	10,38	1,88
0,13	0,04	5,79	1,85
0,27	0,07	6,76	1,88
0,23	0,21	2,15	1,96
0,28	0,22	2,52	1,98
0,35	0,08	7,92	1,90
0,32	0,04	15,53	1,86
0,35	0,03	22,21	1,85
0,22	0,03	12,73	1,85
0,24	0,03	14,07	1,85
0,24	0,04	12,48	1,85
<i>Анатомический признак</i>			
0,76	0,02	75,57	1,87
0,81	0,01	102,86	1,87
0,43	0,04	17,86	1,87
0,33	0,05	11,83	1,87
0,18	0,01	24,04	1,84
0,30	0,01	47,07	1,84
0,22	0,01	30,87	1,84
0,24	0,01	33,82	1,84
0,89	0,00	887,58	1,84
0,91	0,00	1040,38	1,84
0,89	0,00	916,09	1,84
0,87	0,00	696,89	1,84
0,44	0,05	18,28	1,87
0,22	0,06	6,29	1,87
0,13	0,02	14,92	1,84
0,08	0,02	9,07	1,84
0,40	0,01	65,96	1,84
0,18	0,02	21,74	1,84

Географические, экотопические характеристики,
индексы виталитета по размерному спектру (IVC)
ценопопуляций *R. iremelica*

Номер цено-популяции	Локализация	Высота над ур. моря, м	Экотопическая приуроченность	IVC
11	гора Арвяк-Рязь	850–900	Скалы террасированные	1,24
10	хр. Крыкты	930	Горная степь	1,21
6	гора Курташ	1000	Скалы террасированные	1,21
4	гора Караташ	1080	Горная степь	1,15
5	гора Рястокташ	950	Скалы отвесные	1,12
7	гора Курташ	950	Лес	1,10
9	гора Куркак	980	Скалы отвесные	1,02
3	гора Караташ	1100	Скалы отвесные	0,95
8	гора Курташ	1000	Горная степь	0,87
2	гора Иремель	1100–1200	Приручевые валуны	0,82
1	гора Иремель	1575	Высокогорная тундра	0,80

стоверность распределения всех оцениваемых признаков и силу влияния фактора не менее 2–32% для морфологических и не менее 6–90% для анатомических признаков (табл. 21, 22).

Преимущество такого подхода к интегральной оценке развития организменных признаков в отсутствии необходимости полного совпадения в ценопопуляциях набора оцениваемых параметров растений. Пробное ранжирование ценопопуляций многих видов по разным сочетаниям признаков дало совпадающие или близкие значения.

Индекс (IVC) вычисляли для каждой ценопопуляции. Градиент ухудшения условий роста (или усиления стресса) выстраивали как ряд ценопопуляций по убыванию значения их индексов виталитета (IVC). Наибольшее значение индекса соответствовало наилучшим условиям реализации ростовых потенций, а наименьшее – худшим условиям. Установленный градиент ухудшения условий роста *R. iremelica* по уменьшению IVC составил следующий ряд ценопопуляций: 11-10-6-4-5-7-9-3-8-2-1. Результаты оценки индексов виталитета ценопопуляций по размерному спектру, а также биотопические и географические характеристики ценопопуляций представлены в табл. 23.

Определяющий клинальную изменчивость комплекса размерных анатомо-морфологических параметров фактор идентифицирован нами как комплексный фактор, интегрирующий влияние высоты над уровнем моря, положения на градиентах юг–север и восток–запад, а также экологических условий биотопа. Близость расчетного ряда положению ценопопуляций на градиенте высоты говорит о преобладающем влиянии этого фактора.

В качестве условия отметим, что использование ранжирования ценопопуляций для оценки онтогенетических тактик и стратегий возможно только при достаточно полном охвате эколого-ценотического ареала вида. Нами в анализ вовлечены ценопопуляции сообществ классов *Caricetea curvulae* Br.-Bl. 1948 (горные тундры), *Mulgedio-Aconitetea* Hadac et Klika in Klika et Hadac 1944 (субальпийские и подгольцовые высокотравья), *Asplenietea trichomanis* (Br.-Bl. in Meier et Br.-Bl. 1934) Oberd. 1977 (скальные сообщества) и *Rhithidion rugosi-Laricetea sibiricae* K. Korotkov et Ermakov 1993 (остепненные, редкостойные, петрофитные, сосново-березово-лиственничные горные леса).

Оценка вклада генетической и модификационной составляющих изменчивости морфологических признаков произведена по результатам интродукционных исследований. Показано превалирующее влияние на изменчивость морфологических признаков эколого-ценотических условий [Ишмуратова, 2004а].

Интродуцированные в равнинные условия лесостепного Предуралья (Ботанический сад-институт УНЦ РАН, Уфа) особи горно-тундровой ценопопуляции, имеющие в природе в ряду исследованных ценопопуляций наименьшие размеры (средняя высота побега $15,0 \pm 0,5$ см), достигали в культуре высоты $24,6 \pm 1,3$ см (что немногим меньше наибольшей высоты в природных ценопопуляциях – $28,7 \pm 2,1$ см) (см. гл. 11).

Глава 10

ПЛАСТИЧНОСТЬ, ТАКТИКИ И СТРАТЕГИИ ВЫЖИВАНИЯ

Эколого-фитоценотические (англ. plants strategies) стратегии растений – это способы выживания популяций растений в сообществах и экосистемах [Миркин и др., 1989]. На сегодняшний день существует много подходов к выделению типов стратегий растений – Мак-Лиода–Пианки, Уиттекера, Раменского–Грайма.

Наиболее популярным является тип стратегий Раменского–Грайма [Раменский, 1971; Grime, 1979] с выделением трех “це-

нобиотических типов” – виолентов (С-стратегии), эксплерентов (R) и пациентов (S). Пациентов в свою очередь подразделяют на экотопические и фитоценотические.

При выделении типов стратегий авторами учитываются различные жизненные проявления вида как на организменном, так и на популяционном уровнях – соотношение затрат на репродуктивное усилие и поддержание вегетативного состояния растений, закономерности колебания плотности популяций, адаптации к благоприятным и неблагоприятным условиям на физиолого-биохимическом и морфологическом уровнях, аллокация биомассы, темпы роста и развития, длительность функционирования органов и т.п.

Как результирующий эволюционный эффект способности растений к перераспределению энергетических затрат можно рассматривать возникновение у растений различных стратегий жизненного цикла (однолетники, монокарпические и поликарпические травянистые многолетники, поликарпические древесные многолетники) и типов эколого-фитоценотических стратегий.

Существуют и иные подходы в оценке типов стратегий жизни растений, основанные на анализе характера изменения координированности развития растений [Злобин, 1989а,б] на градиенте ухудшения условий обитания [Ишмуратова, Ишбирдин, 2004; Ишбирдин, Ишмуратова, 2004а,б].

10.1. Онтогенетические стратегии

Под онтогенетическими стратегиями Ю.А. Злобин [1989а,б] понимает изменение индекса морфологической интеграции на каком-либо градиенте (ценоклине, экоклине). Нами для оценки типа онтогенетической стратегии растений этот подход был взят за основу [Ишмуратова, Ишбирдин, 2002, 2004; Ишбирдин, Ишмуратова, 2004а,б]. При выявлении стратегий вида изучали изменчивость индексов интеграции морфологических и анатомических структур, а также параметров, определяющих генеративное усилие растений на установленном нами градиенте ухудшения условий роста. Нами проводились исследования зависимости морфологической интеграции от условий роста более чем у 30 видов однолетних и многолетних травянистых растений. Было установлено, что разные виды растений по-разному реагируют на ухудшение условий. Однако все они включаются в четыре группы по типам реагирования на стресс – с усилением стресса уровень морфологической интеграции: 1) возрастает, 2) снижается, 3) возрастает и затем снижается, 4) снижается и затем возрастает. Эти че-

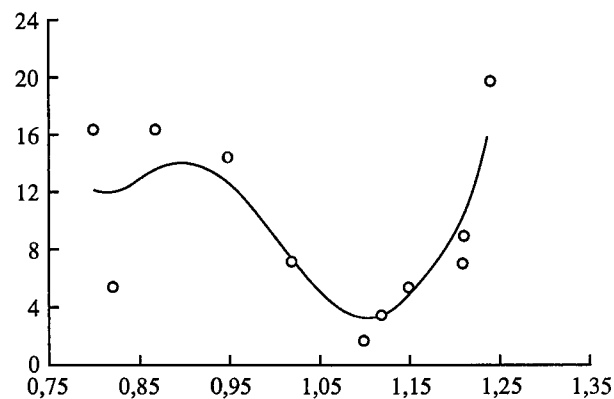


Рис. 33. Изменение морфологической целостности *R. iremelica* в ряду изменения эколого-ценотических условий

По оси абсцисс – индекс морфологической интеграции (I), по оси ординат – индекс виталитета ценопопуляций по размерному спектру (IVC)

тыре типа онтогенетической реакции на стресс соответствуют защитной, стрессовой, защитно-стрессовой и стрессово-защитной стратегии выживания и хорошо соотносятся с эколого-фитоценотическими стратегиями растений по Раменскому–Грайму.

Индекс морфологической интеграции рассчитывали по формуле [Злобин, 1989а,б]: $I = [2B/(n^2 - n)] \times 100$, где B – число достоверно реализованных коррелятивных связей (для уровня достоверности 99,95%), n – число анализируемых параметров, т.е. индекс рассчитывается как доля (%) достоверно реализованных связей от общего числа парных связей.

На рис. 33 отображено изменение морфологической интеграции растений на расчетном градиенте. Высокий уровень интеграции морфологических структур может быть результатом более полной реализации генетической взаимообусловленности в их развитии в условиях оптимума. Очевидно, что с ухудшением условий роста до некоторой степени происходит дезинтеграция морфологической структуры растения.

Дальнейшее ухудшение условий приводит к обратному процессу – увеличению морфологической целостности растения и реализации защитной стратегии в условиях стресса. В этом проявляется сочетание стрессовой и защитной компонент в стратегии выживания *R. iremelica* в понимании Ю.А. Злобина [1989а,б], что говорит о проявлении у вида признаков виолентности и пациентности.

В условиях экологического оптимума вид имеет высокий уровень морфологической интеграции при максимальной реализа-

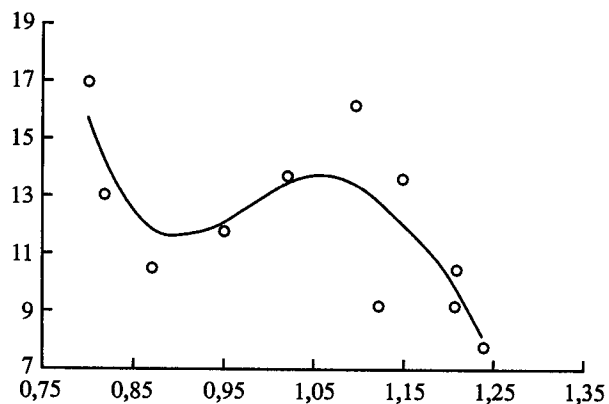


Рис. 34. Изменение интегрированности *R. iremelica* на анатомическом уровне в ряду изменения эколого-ценотических условий
Усл. обозн. см. рис. 33

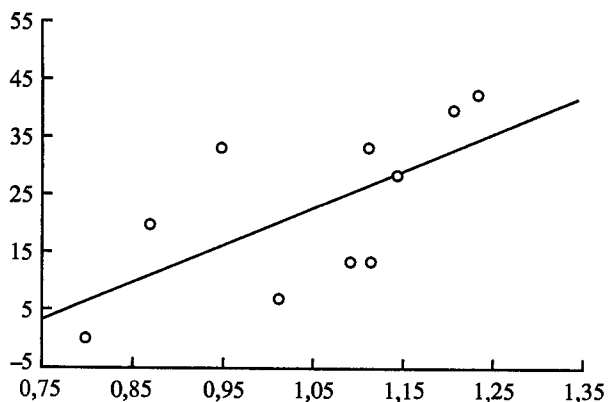


Рис. 35. Изменение интегрированности параметров семенного размножения *R. iremelica* в ряду изменения эколого-ценотических условий
Усл. обозн. см. рис. 33

ции ростовых потенций, что говорит о преобладании в этих условиях черт виолентности. Усиление морфологической целостности в условиях приближения к экологическому пессимуму при минимальной реализации ростовых возможностей есть отражение патиентной составляющей в эколого-ценотической стратегии вида. Крайне неблагоприятные условия роста приводят к дезинтеграции морфологической структуры.

Изменение индекса интеграции анатомических структур (рис. 34) (учтены только достоверные средние и сильные связи)

демонстрирует защитную стратегию вида, которая сразу проявляется с ухудшением условий роста и усиливается в условиях экологического пессimumа. По всей видимости, адаптивная стратегия к переживанию стресса реализуется в первую очередь на анатомо-физиологическом уровне. Так, например, на расчетном градиенте с ухудшением условий примерно в 2 раза увеличиваются размеры устьиц и в 1,5 раза устьичный показатель.

С ухудшением условий происходит дезинтеграция параметров генеративного размножения (число и размеры листовок, потенциальная и реализованная семенная продуктивность), что демонстрирует преобладание стрессовой составляющей в стратегии семенного размножения (рис. 35).

Таким образом, *R. iremelica* в ряду ухудшения условий роста на анатомическом, морфологическом уровнях организации и на уровне репродуктивного усилия по-разному реагируют на стресс. В целом для вида характерно преобладание стрессово-защитной реакции на стресс и патиентной составляющей в эколого-фитоценотической стратегии выживания. Черты виолентности у вида проявляются лишь в благоприятных условиях.

10.2. Размерная и онтогенетическая пластичность

Отношение максимального значения IVC к минимальному значению показывает размерную пластичность вида (ISP): $ISP = IVC_{\max}/IVC_{\min}$ [Ишбирдин, Ишмуратова, 2004а, б] (рис. 33). Индекс размерной пластичности *R. iremelica* равен 1,55. Этот признак был оценен нами для большого числа однолетних и многолетних травянистых растений [Ишмуратова, Ишбирдин, 2004; Ишбирдин, Ишмуратова, 2004б]. Индекс размерной пластичности у *R. iremelica*, как и для большинства многолетних травянистых растений, демонстрирует низкие (меньше 2,0) значения.

Онтогенетическую пластичность мы понимаем как амплитуду изменчивости индекса морфологической интеграции [Ишмуратова, 2004а]. Для *R. iremelica* она равна 18 (минимальное значение индекса морфологической интеграции в естественных условиях обитания 2%, максимальное – 20%) (рис. 33).

Амплитуда индекса морфологической интеграции (онтогенетическая пластичность) может служить одним из показателей выраженности С-стратегии (виолентности). Для *R. iremelica* природных популяций этот показатель невелик, что характеризует *R. iremelica* как вид с невыраженной в природе С-стратегией. Однако в условиях культуры индекс морфологической интеграции вида возрастает до 64%. Следовательно, потенциально заложен-

**Элементы стратегии выживания *R. iremelica*
на организменном и популяционном уровнях**

ная у вида способность к проявлению виолентности реализуется в благоприятных экологических условиях и при отсутствии конкуренции.

Такая же характеристика в отношении жизненной стратегии дается и для близкородственного вида *R. rosea*, который в большинстве местообитаний рассматривается как пациент, а в благоприятных условиях – как виолент [Ким, 1999; Некратова, Некратов, 2002].

Таким образом, с ухудшением условий роста у *R. iremelica* включаются адаптивные механизмы, которые в разных сферах растения имеют разное проявление. С повышением высоты над уровнем моря в формировании морфологических структур изначально наблюдается дезинтеграция, которая впоследствии преодолевается с повышением морфологической целостности растений. В морфогенетической корреляции формирования анатомических структур и структур генеративного размножения наблюдаются обратные зависимости. Все это характеризует *R. iremelica* как вид со смешанной эколого-ценотической стратегией с преобладанием в зависимости от условий черт виолентности или пациентности. Результаты наших исследований подтверждают мнение, что растения обладают пластичностью типов стратегий, т.е. один и тот же вид может в различных условиях выступать как представитель разных типов стратегий [Миркин и др., 1989].

10.3. Стратегии выживания на организменном и популяционном уровнях

В неблагоприятных условиях у *R. iremelica* усиливается пациентность за счет интенсификации комплекса адаптивных к экстремальным условиям произрастания признаков. Анатомо-морфологические адаптации *R. iremelica* к условиям стресса представлены нами в гл. 8. На организменном и популяционном уровнях вид проявляет различные элементы в стратегии выживания, которые представлены в табл. 24.

Таким образом, *R. iremelica* – адаптивно пластичный вид, обладает широким диапазоном элементов приспособлений к условиям обитания как на организменном, так и популяционном уровнях. Пластичность вида проявляется в широком экологическом и ценотическом ареале, достаточно высокой изменчивости анатомо-морфологических и генетических признаков. У вида сочетаются криоксероморфные, ксероморфные, склероморфные и

Уровень организации, признак	Выраженность признаков
Организменный	
Жизненная форма	Многолетнее травянистое, поликарпическое короткокорневищное растение, гемикриптофит
Надземные побеги	Веgetативные и вегетативно-генеративные, монокарпические, однолетние с листьями суккулентного типа
Почки возобновления	Тип почек: вегетативный и смешанный; почки закрыты почечными чешуями
Тип и способ размножения	Половой и бесполой; при помощи семян и партикул
Онтогенез	Длительный с неглубоким типом омоложения; прегенеративный период длительный; при стрессе входит во вторичный покой; в благоприятных условиях быстрое прохождение онтогенетических состояний
Скорость роста многолетних органов	Низкая, при стрессе рост приостанавливается
Вегетационный период	Короткий, стремительный; быстрое прохождение фаз
Внутрипочечное развитие	Длительное; закладка вегетативных и репродуктивных структур побега во внутрипочечном состоянии; относительно высокое содержание фитогормонов в почках в зимний период; способность к подснежному росту
Тип цветков, особенности цветения	Хазмогамные, обоеполые, функционально-мужские, собственно женские; распускание цветков в плейохаэе неравномерное, центробежное
Тип и способ опыления	Автогамия и ксеногамия; энтомофилия и анемофилия
Семенная продуктивность	Потенциальная – высокая; реальная – высокая лишь в благоприятные годы
Способ диссеминации, размеры семян	Автохория, анемохория, гидрохория; семена мелкие; поверхность их продольно-ребристая, вдоль всего семени тянется крыло
Тип покоя семян	Различный: без периода покоя, вынужденный, органический
Митоз	Быстрое прохождение фаз митоза

Таблица 24 (продолжение)

Уровень организации, признак	Выраженность признаков
Аллелохимические взаимодействия	Высокое содержание фенольных соединений, обладающих антиоксидантной активностью и защищающих от действия высоких температур и солнечной радиации, а также от действия фитопатогенов
Внутрипопуляционная изменчивость признаков	Внутрипопуляционная изменчивость генетических и анатомо-морфологических признаков надземных и подземных органов низкая
Выраженность экологических признаков, структурная организация	Различная степень выраженности суккулентных, криоморфных, ксероморфных, склероморфных и гелиоморфных признаков; компактные растения; сопротивление сильным ветрам и экстремальной температуре происходит за счет создания микроклимата в пределах побега и в пределах особи
Координированность развития признаков	Низкий уровень интегрированности в развитии анатомических и морфологических признаков
Популяционный	
Экологическая ниша	Широкая для вида; узкая для определенных экотипов
Поддержание популяции	Разные способы размножения; ежегодное цветение и плодоношение особей; создание банка семян в почве
Возрастной спектр	Нормальный, инвазионно-регрессивный, регрессивный; при снижении жизненности особей с ухудшением условий обитания снижается доля генеративных особей от суммы всех взрослых
Половой состав	Соотношение полов в ценопопуляциях различно, зависит от условий обитания
Генетическая структура	Высокая доля редких генотипов; высокий уровень инбридинга; дефицит гетерозигот
Межпопуляционная изменчивость признаков	Высокий уровень полиморфизма генетических, анатомо-морфологических признаков; высокая межпопуляционная дифференциация; формирование различных экотипов и уникальных генотипов
Мультивариантность развития	Размерная, анатомо-морфологическая, способов размножения, ритмологическая, темпов развития, временная
Размерная пластичность	Низкая

Таблица 24 (окончание)

Уровень организации, признак	Выраженность признаков
Тип реагирования на стресс	Физиолого-биохимический; высокое содержание фенольных соединений; жаростойкость, засухоустойчивость, морозостойкость, зимостойкость
Аллелохимические взаимодействия	Фенольные соединения выполняют экорегуляторную функцию и выступают как аутоингибиторы адаптации во внутривидовых взаимоотношениях, поддерживая численность особей в ценопопуляции
Онтогенетическая стратегия	Проявление стрессовой и защитной компоненты в стратегии выживания; чередование черт патиентности и виолентности

суккулентные признаки на тканевом и организменном уровнях, что приводит к формированию растений различных экотипов в различных точках ареала. С компенсацией способов размножения (семенной и вегетативный) связаны разнообразие возрастных спектров ценопопуляций и встречаемость в различных экотопах: горно-тундровых, приручьевых, скальных, лесных и горно-степных. Все перечисленное приводит к формированию в различных эколого-климатических условиях чистых и смешанных онтогенетических тактик и стратегий выживания вида. В благоприятных условиях обитания, которые складываются на террасированных скалах и в горных степях, *R. iremelica* проявляет черты виолентности и достигает индивидуального и популяционного оптимумов. В экстремальных условиях обитания, которые складываются в горно-тундровых экотопах, вид проявляет черты патиентности, которые позволяют и в этих условиях достигнуть популяционного оптимума. Черты патиентности сохраняются и при высокой жизненности особей в условиях интродукции и культуры *in vitro*, что выражается в медленных темпах развития особей и низком коэффициенте размножения.

ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ *EX SITU*

Сохранение редких видов растений на сегодняшний день ведется на двух уровнях – *in situ* и *ex situ* [Стратегия..., 2000]. Традиционно наиболее эффективный метод сохранения и восстановления растений *in situ* – сохранение популяций на заповедных территориях. Однако большинство редких и исчезающих видов распространено за пределами охраняемых территорий и находятся в угрожаемом состоянии.

Наряду с сохранением и восстановлением редких и исчезающих видов *in situ* большое значение имеют способы сохранения их *ex situ*. Значительная роль в этом отношении отводится ботаническим садам. В связи с этим в 2003 г. была принята “Стратегия ботанических садов России по сохранению биоразнообразия растений” [Стратегия..., 2003]. В важные задачи ботанических садов входят разработка единых методик работ с редкими и исчезающими видами растений, формирование единого банка данных, изучение особенностей их биологии и размножения. Методами сохранения редких видов растений *ex situ* является их интродукция и культивирование *in vitro*.

Вопросы интродукции видов рода *Rhodiola* представляют большой интерес. Причин для этого несколько: во-первых, некоторые виды этого рода являются редкими, во-вторых, *R. rosea* – фармакопейный вид, а большинство видов – перспективные источники биологически активных веществ.

К настоящему времени установлена возможность выращивания *R. rosea* в Томске [Ревина и др., 1976], на Алтае [Ким, 1977–1999], в Московской [Нухимовский, 1987; Нухимовский, Климахин, 1985], Иркутской [Пушкарев, Оксененко, 1983], Новосибирской областях [Казаринова, 1975, 1977], на Среднем Урале [Крючков и др., 1986], в Республике Коми [Котелина, Фролов, 1997; Фролов, Полетаева, 1998], Санкт-Петербурге

[Паутова, 1993], на Южном Урале [Ишмуратова, 1994–2002; Ишмуратова, Сацыперова, 1998] и др.

Близкие по химическому составу к *R. rosea* виды, которые рассматриваются в качестве ее эффективных заменителей и перспективны для интродукции, – *R. pinnatifida*, *R. linearifolia*, *R. arctica*, *R. algida*, *R. iremelica*. В Китае наиболее популярны виды *R. sacra*, *R. sachalinensis*, *R. crenulata* [Wang et al., 1992; Kang et al., 1998; Li, Chen, 2001; Han et al., 2002 (цит. по [Саратиков, Краснов, 2004])]. Успешно интродуцируются в Томске *R. pinnatifida* [Ревина, Краснов, 1975; Свиридова, 1980], Мурманской области *R. arctica* [Андреева и др., 1987], Санкт-Петербурге *R. linearifolia*, *R. arctica* [Паутова, 1990, 1993], Башкортостане *R. iremelica* [Ишмуратова, 1994, 2002а; Ишмуратова, Сацыперова, 1998], на Алтае *R. algida* и *R. pinnatifida* [Ким, 1999].

Разработаны агроприемы возделывания *R. rosea* в различных климатических зонах бывшего СССР. Выявлены экотипы *R. rosea*, перспективные для возделывания в равнинной зоне Алтая [Ким, 1999]. Однако на сегодняшний день промышленные плантации этого вида в России отсутствуют [Некратова и др., 2004].

Глава 11

НАЧАЛЬНЫЕ ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА ПРИ ИНТРОДУКЦИИ

В 1992–1998 гг. в Ботаническом саду-институте УНЦ РАН была исследована возможность интродукции *R. iremelica* и *R. rosea* в условиях Башкирского Предуралья. Материалом для исследования послужили семена и корневища этих видов, собранные нами в период экспедиционных выездов в районы Горного Алтая и Южного Урала в 1990–1992 гг.

При интродукции семенами в условиях Уфы *R. iremelica* и *R. rosea* в течение первых 5 лет жизни проходят два периода развития: латентный и прегенеративный и вступают в третий – генеративный. В течение этого времени нам удалось проследить шесть возрастных состояний: семена, проростки, ювенильное, имматурное, виргинильное и молодое генеративное.

11.1. Латентный период

Таблица 25

Размеры и масса 1000 шт. семян *R. rosea* и *R. iremelica* в различных местах произрастания (1991 и 1992 гг.)

Место сбора семян	Высота над ур. моря, м	Длина, мм	Ширина, мм	Масса 1000 шт., мг
<i>R. rosea</i>				
Горный Алтай				
Катунский хр., устье р. Суетки	1500	2,2±0,0	1,0±0,0	203,0±0,1
Катунский хр., верховье р. Катунь	1570	2,2±0,0	0,9±0,0	203,0±0,2
Башелакский хр., р. Каракол	1600	2,1±0,0	1,0±0,1	201,0±0,1
Катунский хр., левый берег, верховье р. Катунь, впадение притока	1800	2,0±0,2	0,9±0,0	200,0±0,2
р. Капчал				
хр. Иолгор	1900	1,9±0,3	0,9±0,0	199,0±0,5
Катунский хр., оз. Мультиинское	2150	1,9±0,0	1,0±0,3	198,0±0,2
Коргонский хр., истоки р. Березовки	2350	1,8±0,1	0,8±0,3	185,0±0,3
Северо-Чуйский хр., левый приток р. Маашей	2400	1,8±0,3	0,8±0,1	180,0±0,6
<i>R. iremelica</i>				
Южный Урал				
гора Малый Иремель	1400	2,0±0,0	1,1±0,4	175,0±0,2
хр. Зигальга, гора Поперечная	1500	2,0±0,1	1,1±0,0	170,0±0,1
гора Большой Иремель	1575	1,6±0,2	0,9±0,2	120,0±0,4

У *R. iremelica* и *R. rosea* плод – сухая, апокарпная, многосемянная многолистовка, которая состоит из 4 (редко 5) сидячих, сросшихся у основания листовок. Семена мелкие. Поверхность их продольно-ребристая. Вдоль всего семени тянется крыло. Семена от овальной до яйцевидной формы, окраска их изменяется от коричнево-бурой до светло-коричневой. Масса 1000 шт. семян и их размеры варьируют в пределах каждого вида и зависят от экологических условий произрастания (табл. 25), от погодных условий в момент формирования семян (см. гл. 7). Размеры семян и их масса зависят также от положения листовки в соцветии, от числа семян в листовке: чем меньше число семян в листовке, тем они крупнее.

С увеличением высоты над ур. моря уменьшаются размерные параметры семян (длина и ширина) и масса 1000 шт. семян.

Грунтовая всхожесть необработанных семян довольно низкая: у *R. rosea* – 11–23%, у *R. iremelica* – 2,5–17% (табл. 26). В опыте были использованы лишь выполненные семена. Щуплые семена в эксперименте не учитывали.

Для повышения всхожести нами были предприняты различные способы предпосевной обработки семян: стратификация при низких положительных температурах и обработка фитогормонами (гибберелловой кислотой и 6-бензиламинопурином (БАП) в концентрациях 1 мг/л). После стратификации всхожесть семян достигла 43–73% и увеличилась у *R. rosea* в 2,8–6,5 раз, у *R. iremelica* в 5,6–19,0 раз. После обработки экзогенными регуляторами роста всхожесть семян достигла 95–100%, причем у *R. rosea* увеличилась в 5–10 раз, у *R. iremelica* – в 5,5–42 раза (табл. 26).

Исходя из полученных результатов, представленных в табл. 26, можно сделать вывод, что у *R. rosea* и *R. iremelica* в одной выборке встречаются семена с различными типами покоя. Прорастания семян с различными типами покоя можно добиться при разных способах предпосевной обработки.

Исследуя биологию семян *R. rosea*, Ю.М. Фролов и И.И. Полетаева [1994, 1998] отмечают, что их разнокачественность связана не только с изменением линейных размеров, формы, цвета, но и с типом покоя. По степени зрелости и способности к прорастанию семена *R. rosea* объединяют в четыре группы: 1) семена, не имеющие покоя, способные прорасти прямо на материнском растении или сразу после отделения от него; 2) семена, находящиеся в состоянии физического покоя, обусловленного водонепроницаемостью семенных оболочек;

выход из этого состояния происходит под действием низких температур в зимнее время, т.е. в результате холодной стратификации; 3) семена, находящиеся в состоянии физиологического покоя, вызванного недоразвитием зародыша; нарушение этого покоя наблюдается при тепловом прогреве семян в летние месяцы; 4) семена, находящиеся в состоянии комбинированного покоя, обусловленного недоразвитием зародыша и водонепроницаемостью семенных покровов; нарушение этого

Таблица 26

**Всхожесть семян *R. rosea* и *R. iremelica*
при различных способах предпосевной обработки**

Способ обработки семян	Высота произрастания над ур. моря, м	Дни	Всхожесть семян, %	
			<i>R. rosea</i>	<i>R. iremelica</i>
Стратификация при низкой положительной температуре (0–2°)	1400	21	–	56,0
	1500	21	73,0	45,0
	1570	21	73,0	43,0
	1600	21	70,0	–
	1800	21	72,0	–
	2000	21	67,0	–
	2350	21	62,0	–
	2400	21	60,0	–
Экзогенная стимуляция гибберелловой кислотой и БАП в концентрации 1 мг/л	1400	7	–	98,0
	1500	7	97,0	95,0
	1570	7	97,5	96,0
	1600	7	100,0	–
	1800	7	99,0	–
	2000	7	97,0	–
	2350	7	97,0	–
	2400	7	95,0	–
Необработанные семена (контроль)	1400		–	10,0
	1500		23,0	17,0
	1580		19,0	2,5
	1600		21,0	–
	1800		20,5	–
	2000		18,0	–
	2350		10,0	–
	2400		11,0	–

Примечание. Высоты произрастания ценопопуляций соответствуют характеристикам ценопопуляций, представленным в табл. 25.

типа покоя происходит в результате последовательных чередований холодной и теплой стратификаций.

У семян *R. rosea* отмечают сезонные колебания в ритмах прорастания [Фролов, Полетаева, 1999]. С сентября по январь происходит постепенное снижение всхожести семян, минимальное значение которой достигается в январе.

С января по май выявлено волнообразное изменение всхожести: значительное повышение этого показателя в феврале, далее резкое снижение его в марте и постепенное повышение всхоже-

сти семян в апреле–мае. Выживаемость проростков *R. rosea* зависит от времени прорастания семян, размеров семядолей и скорости их онтогенетического развития: в январе составляет 7–20%, в феврале – 10–30%, в мае – 90–100% [Фролов, Полетаева, 1994].

11.2. Прегенеративный период

У *R. iremelica* и *R. rosea* при интродукции этот период развития длится от одного до двух лет и более. В течение первого года вегетации все особи изученных видов проходят состояние проростка и ювенильное, лишь единичные особи достигают имматурного и виргинильного состояний. Прегенеративные особи *R. iremelica* представлены на рис. 36, 37.

11.2.1. Проростки

Тип прорастания семян – надземный. Для проростков обоих видов характерно наличие двух семядолей, одного укороченного осевого побега, несущего 1–4 зародышевых листа, голого, слегка утолщенного гипокотили, главного корешка (рис. 36, а, б).

Семядоли исследованных видов округло-яйцевидной или округлой формы, у *R. rosea* – со слабозаостренной верхушкой и оттянутым основанием; у *R. iremelica* – округлой формы, с округлой верхушкой и оттянутым основанием. Семядоли *R. rosea* – зеленого, *R. iremelica* – сизого цвета. У обоих видов семядоли цельнокрайние, черешки семядолей отстоящие.

Размеры семядолей в среднем *R. rosea* – 0,5 см длиной, 0,2 см шириной; *R. iremelica* – 0,4 см длиной, 0,3 см шириной. Длина черешка семядолей *R. rosea* – 0,8–1,2 см, *R. iremelica* – 0,5–0,6 см. Отношение длины пластинки семядолей к длине черешка составляет у *R. rosea* 1,5–2,0, у *R. iremelica* – 1,2–1,4. Гипокотиль *R. rosea* зеленого или бледно-кофейного цвета, удлинненной формы, 0,4–1,0 см длиной, *R. iremelica* кофейного или темно-коричневого цвета, 0,2–0,8 см длиной.

Осевого побег короткий, несет 1–4 (обычно 4) зародышевых листа. Первые листья цельнокрайние, их окраска меняется от сизо-зеленой (*R. rosea*) до сизой (*R. iremelica*). Виды различаются по форме пластинки первого листа. У *R. rosea* пластинка округло-яйцевидной формы с заостренной верхушкой и оттянутым основанием, у *R. iremelica* – округлой формы с округлой верхушкой и округло-клиновидным основанием. Сроки появления первых листьев у исследованных видов совпадают (на 3–4-й неделе) после появления

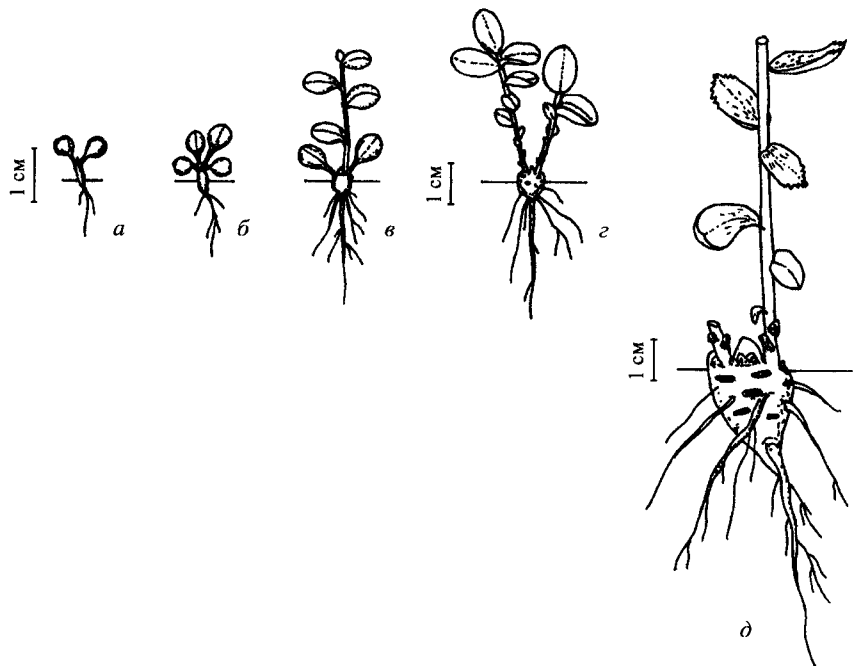


Рис. 36. Онтогенез *R. iremelica*

а, б – проросток, в – ювенильное растение первого года вегетации, г – ювенильное растение второго года вегетации, д – имматурное растение

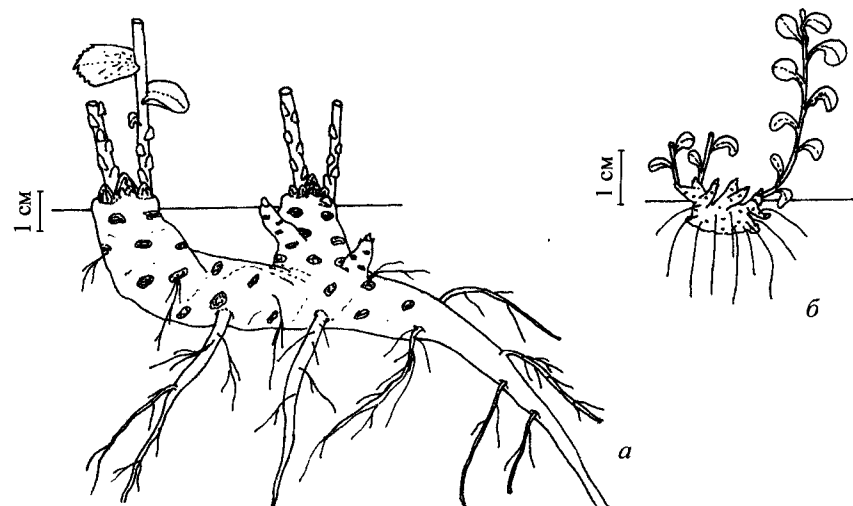


Рис. 37. Виргинильные особи *R. iremelica*

а – в естественных условиях, б – в условиях культуры *in vitro*

семядолей. Длина черешка первых листьев исследованных видов различна. У *R. rosea* длина черешка в 1,5–1,8 раз превышает такую пластинки листа, у *R. iremelica* длина черешка и пластинки листа равны. У обоих видов с разворачиванием первых листьев происходит утолщение гипокотыля и формирование почек в пазухах семядолей и первых листьев. Длина главного корня у проростков обоих видов одинакова и составляет 0,3–1,5 см.

Длительность состояния проростка у *R. rosea* 40–90 дней, у *R. iremelica* – 90–120 дней. У *R. iremelica* 10% особей первый год вегетации завершают в состоянии проростка (табл. 27). Особи *R. rosea* полностью проходят состояние проростка (см. табл. 27).

11.2.2. Ювенильное состояние

Для этого возрастного состояния характерно образование надземных ассимиляционных (вегетативных, надземных) побегов. Особи, находящиеся в этом состоянии, имеют один осевой укороченный побег (корневище), несущий 1–4 зародышевых листа, 1–4 ассимиляционных боковых побега, имеющих листья двух (низовой и срединной) формаций (для растений второго года вегетации), главный корень (рис. 36, в, г).

Надземные (ассимиляционные) побеги однолетние. Надземные побеги первого и второго года вегетации отличаются друг от друга. Побеги первого года вегетации имеют листья одной формации, размеры которых практически одинаковы. Виды отличаются по форме пластинки листа. У *R. rosea* форма пластинки листа яйцевидной формы с заостренной верхушкой и иногда с оттянутым основанием в виде черешка, длина которого составляет 3–4,5 мм. Размеры пластинки 12–13 мм длиной, 5–6 мм шириной. У *R. iremelica* она эллипсовидной формы, с округлой верхушкой и округлым, слегка оттянутым основанием. Размеры пластинки листа 11–13 мм длиной, 6–7 мм шириной. Листья сидячие, цельнокрайние, не стеблеобъемлющие.

Ювенильные особи второго года вегетации характеризуются появлением листьев двух формаций. Листья низовой формации чешуевидные, треугольной формы. Форма пластинки листа срединной формации у *R. rosea* ланцетовидная с заостренной верхушкой, у *R. iremelica* округло-яйцевидная с широким, иногда клиновидным основанием, с округлой или иногда заостренной верхушкой. Размеры пластинки листа *R. rosea*: длина – 1,4–1,6 см, ширина – 0,5–0,7 см, у *R. iremelica*: 1,4–1,5 см и 0,7–0,8 см соответственно.

Для особей ювенильного состояния исследованных видов характерно наряду с развитием боковых ассимиляционных побегов

Таблица 27

**Характеристика интродуцированных растений
и растений-регенерантов *R. iremelica* и *R. rosea*, выращенных
в открытом грунте (1993–1997 гг.)**

Вариант опыта	Год вегетации	Масса сырых подземных органов одного растения, г
<i>R. iremelica</i>		
Растения, выращенные из необработанных семян (контроль)	1	0,35±0,02
	2	4,31±0,32
	3	21,05±0,74
	5	52,30±1,41
Растения-регенеранты	1	0,55±0,03
	2	6,50±0,25
	3	20,10±1,01
	5	50,01±1,01
Растения, выращенные из семян, экзогенно обрабо- танных ГК и БАП в кон- центрациях 1 мг/л	1	0,79±0,35
	2	13,83±0,92
	3	36,98±0,52
	5	128,34±1,05
<i>R. rosea</i>		
Растения, выращенные из необработанных семян (контроль)	1	0,63±0,20
	2	5,44±0,23
	3	20,60±0,24
	5	48,10±1,51
Растения-регенеранты	1	0,65±0,19
	2	5,62±0,23
	3	19,94±0,27
	5	45,01±2,01
Растения, выращенные из семян, экзогенно обрабо- танных ГК и БАП в кон- центрациях 1 мг/л	1	0,87±0,21
	2	15,29±0,26
	3	38,93±0,26
	5	120,75±1,46
П р и м е ч а н и е. Прочерк – отсутствие возрастного состояния.		

гов образование почек в пазухах чешуевидных и зародышевых листьев осевого побега.

Параллельно с развитием надземной части формируются корневая система и корневище. У обоих видов корневище эпигеогенное. В этом состоянии идет дальнейшее вет-

Число почек возобновления на одном растении, шт.	Возрастное состояние растений к концу вегетации, % от общего числа				
	<i>p</i>	<i>j</i>	<i>im</i>	<i>v</i>	<i>g</i>
<i>R. iremelica</i>					
1,10±0,06	10,0	90,0	–	–	–
12,70±0,96	–	3,0	27,0	70,0	–
20,10±1,00	–	–	–	95,0	5,0
58,80±3,98	–	–	–	80,0	20,0
1,30±0,20	–	30,0	64,0	1,0	5,0
13,30±0,70	–	–	–	87,0	13,0
19,90±2,50	–	–	–	80,0	20,0
69,60±1,90	–	–	–	75,0	25,0
2,80±0,50	–	70,0	25,0	5,0	–
20,50±0,48	–	–	–	93,0	7,0
41,00±0,76	–	–	–	87,0	13,0
102,00±1,20	–	–	–	53,3	46,7
<i>R. rosea</i>					
1,30±0,03	–	100,0	–	–	–
15,10±1,37	–	7,4	26,0	66,6	–
25,00±2,18	–	–	–	99,0	1,0
61,70±5,98	–	–	–	81,0	19,0
1,20±0,05	–	31,0	69,0	–	–
12,80±0,67	–	–	–	100,0	–
23,40±3,01	–	–	–	95,0	5,0
59,90±1,20	–	–	–	90,0	10,0
3,10±0,18	–	60,0	40,0	–	–
22,30±2,29	–	–	–	94,0	6,0
48,12±5,08	–	–	–	90,0	10,0
93,00±3,20	–	–	–	57,3	42,7

вление главного корня (до корней второго порядка), а на корневище развиваются придаточные корни. Корневая система имеет стержнекорневую форму. Длина корневой системы 2–10 см у обоих видов, число придаточных корней – 2–4 шт.

Длительность ювенильного состояния колеблется от 90 до 125 дней. В первый год вегетации 100% особей *R. rosea* и 90% *R. iremelica* достигают ювенильного состояния (см. табл. 27).

11.2.3. Имматурное состояние

Для особей имматурного возрастного состояния характерно появление зубчатости по краям листьев срединной формации и увеличение числа ассимиляционных побегов до 8 шт. (в природе и условиях культуры чаще 1–2 шт.) (рис. 36, д).

Листья исследованных видов простые, цельные. Прилистники и черешок отсутствуют. Пластинка листа *R. rosea* ланцетная или продолговатая, почти цельнокрайняя, на верхушке отклоненно-пильчатая с несколькими зубцами. Верхушка пластинки заостренная. Форма пластинки листа *R. iremelica* – от продолговато-яйцевидной до эллиптической с широким основанием, от цельнокрайней до крупно- и неравнозубчатой. Верхушка пластинки заостренная.

У *R. rosea* 1–2 надземных побега длиной 17–30 см, у *R. iremelica* – 15–20 см.

Корневище имматурных особей более мощное, чем ювенильных. Главный корень ветвится до корней второго и третьего порядка. Боковые корни первого порядка достигают длины главного корня, который зачастую теряется среди них. Форма корневой системы стержнекорневая. У исследованных видов 5–9 боковых корней.

Длительность имматурного состояния колеблется от 150 дней до 2 лет. Особи обоих видов вступают в данное возрастное состояние во второй год развития (*R. rosea* – 26%, *R. iremelica* – 27%) (табл. 27).

11.2.4. Виргинильное состояние

Для этого возрастного состояния характерно появление наряду с ассимиляционными осевых боковых побегов (моноподиев) в числе 2–7 шт. (см. рис. 37, а). Они развиваются из почек, заложённых выше рубцов, сохранившихся после отмирания надземных побегов, в пазухах чешуевидных листьев. За счет этих побегов происходит ветвление корневища. На верхушке каждого осевого побега расположены почки возобновления. На одном растении в среднем у *R. rosea* 15 почек возобновления, у *R. iremelica* – 12. У особей обоих видов, выросших из обработан-

Рис. 38. Виргинильные особи *R. iremelica* в условиях культуры

ных стимуляторами роста семян, число почек возобновления увеличивается в 1,5–1,6 раз (см. табл. 27).

При интродукции у *R. rosea* 5–18 надземных побегов и у *R. iremelica* 3–14 (рис. 38). Особи *R. rosea* отличаются от особей *R. iremelica* более высокими побегами. Длина побегов *R. rosea* – 25–69 см, *R. iremelica* – 15–25 см. Наибольшее число почек возобновления и побегов имеют растения, выращенные из семян, обработанных экзогенно стимуляторами роста.

На каждом побеге можно выделить две формации листьев: нижние (чешуевидные) и срединные (ассимилирующие).

Корневище у исследованных видов многоглавое. Корневая система стержнекорневая. У *R. rosea* – 15–19 придаточных корней длиной 15–22 см, у *R. iremelica* – длиной 17–19 см.

Длительность виргинильного состояния от одного года и более. Второй год жизни в этом возрастном состоянии заканчивают 66,6% особей *R. rosea* и 70% особей *R. iremelica* (см. табл. 27).

Продолжительность прегенеративного периода у обоих видов в культуре колеблется от 1–2 лет и более. В природе продолжительность резко возрастает и составляет 8–20 лет.



11.3. Генеративный период

Особи исследованных видов вступают в генеративный период в одном возрасте – на третьем году жизни: *R. rosea* – 1%, *R. iremelica* – 5% (см. табл. 27). Особи *R. rosea* и *R. iremelica*, выращенные из семян, обработанных экзогенно регуляторами роста, в данное возрастное состояние вступают на втором году жизни.

Молодое генеративное состояние характеризуется появлением генеративных побегов. Число генеративных побегов в пер-

Таблица 28

Морфометрические признаки побега и пластинки листа дикорастущих и интродуцированных генеративных особей *R. rosea* и *R. iremelica*

Признак	Дикорастущая особь	Интродуцированная особь
<i>R. rosea</i>		
Длина побега, см	24,50±0,52/21,14	27,80±2,23/42,02
Лист		
длина, см	2,00±0,05/25,53	4,00±0,20/27,00
ширина, см	0,70±0,02/28,99	1,10±0,06/27,30
площадь, см ²	1,30±0,06/48,45	4,00±0,28/37,55
индекс листа	2,70±0,05/21,11	3,60±0,21/31,86
<i>R. iremelica</i>		
Длина побега, см	18,80±0,62/33,08	24,60±1,25/27,94
Лист		
длина, см	2,30±0,04/20,97	3,00±0,17/30,11
ширина, см	1,20±0,03/23,61	1,80±0,09/28,21
площадь, см ²	2,40±0,07/35,78	4,50±0,39/47,90
индекс листа	1,80±0,03/15,41	1,70±0,06/19,76

Примечание: В числителе – среднее значение признака и его ошибка, в знаменателе – коэффициент вариации, %.

вые годы цветения 1–2 шт., в средневозрастном генеративном состоянии число побегов достигает более 40 шт. на одной особи.

На генеративных побегах три формации листьев: низовые – чешуевидные, срединные – ассимилирующие, верховые – мелкие ассимилирующие, расположенные в основании соцветий. У исследованных видов 2–4 листа верхней формации, 0,5–0,7 см длиной, 0,3–0,4 см шириной. Листья срединной формации сидячие, цельные от продолговато-яйцевидных до эллиптических, от цельнокрайных до крупно- и неравнозубчатых. Листья низовой формации чешуевидные, округло-яйцевидные с широким клиновидным основанием, с округлой, редко заостренной верхушкой (см. рис. 26).

Площадь пластинки листа срединной формации у дикорастущих генеративных особей *R. rosea* составляет в среднем 1,3 см², *R. iremelica* – 2,4 см² (табл. 28). При интродукции площадь листа увеличивается у *R. rosea* на 2,7 см², *R. iremelica* на 2,1 см². Длина листа превышает ширину у обоих видов. Индекс листа *R. rosea* колеблется от 2,7 до 3,6, *R. iremelica* – от 1,7 до 2,5. При почти одинаковой длине листа у обоих видов *R. rosea* характеризуется узкой

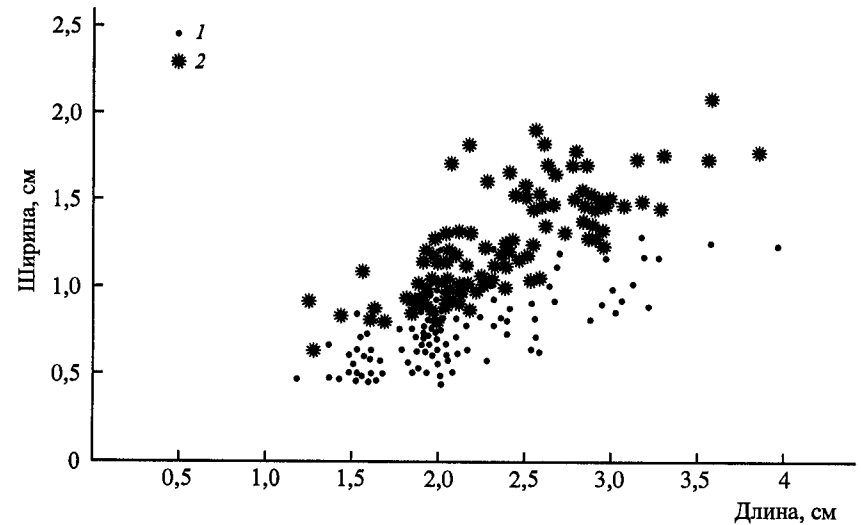


Рис. 39. Распределение отношения длины к ширине пластинки листа срединной формации у *R. rosea* (1) и *R. iremelica* (2)

пластинкой листа, меньшей площадью и большим индексом листа. У интродуцированных растений увеличиваются размеры листьев, а индексы листа остаются постоянными. Сопоставление исследованных видов по индексу листа представлено на рис. 39.

Коэффициенты вариации перечисленных признаков (см. табл. 28) изменяются от 15,41 до 47,90% у *R. iremelica*, *R. rosea* – от 21,11 до 48,45%. В целом при интродукции изменчивость признаков повышается. Максимальной изменчивостью характеризуется площадь пластинки листа у обоих видов, минимальной – индекс пластинки листа. Структура изменчивости этих признаков у *R. iremelica* в естественных местах обитания обсуждалась в гл. 8.

Для обнаружения степени различия-сходства выборок по комплексу перечисленных количественных признаков использовали обобщенное расстояние Махаланобиса, которое не включает в себя фенотипическое варьирование, обусловленное различиями условий среды, а коррелирует с оценками генетических дистанций [Путенихин и др., 2004]. Результаты многомерного анализа по комплексу исследованных признаков по обобщенному расстоянию Махаланобиса (3,481) свидетельствуют, что различия между видами по этим признакам статистически достоверны ($P < 0,01$).

Развитие подземных органов у обоих видов происходит однотипно и сопровождается дальнейшим разрастанием и ветвлением корневища. Формируется стержневое многоглавое корневище.

В ходе онтогенеза в условиях интродукции жизненные формы *R. iremelica* (по классификации И.Г. Серебрякова [1962]) меняются: стержнекорневая в ювенильном и имматурном возрастном состояниях (см. рис. 36), стержнекорневая многоглавая с большим числом придаточных корней в виргинильном и генеративном состояниях. Положение в пространстве подземных органов также различно: в младших возрастных состояниях и в культуре – ортотропное (см. рис. 36), в старших возрастных группах и в природе – плагиотропное (см. рис. 37).

При интродукции в условиях Уфы *R. rosea* и *R. iremelica* проходят полный цикл развития и ко второму-третьему году вегетации начинают цвести и плодоносить. В условиях культуры виды претерпевают изменения в ходе онтогенеза, выражающиеся в убыстрении темпов развития и значительном сокращении прегенеративного периода до трех лет.

11.4. Постгенеративный период

В условиях интродукции в течение 5 лет *R. rosea* и *R. iremelica* не достигают постгенеративного периода развития, поэтому субсенильное и сенильное состояния нами описаны на примере особей естественных мест обитания.

Субсенильное состояние характеризуется некрозом главного корня. В результате сенильной партикуляции морфологическая целостность особи нарушается с образованием множества самостоятельно живущих партикул. Особи субсенильного состояния могут иметь абортивные цветки, число побегов не более 1–3 шт. Размеры нецветущих побегов минимальные – 6–10 см.

Сенильное состояние характеризуется накоплением отмерших частей подземных органов растения, вторичным проявлением ювенильных черт в надземной сфере.

11.5. Влияние предпосевной обработки семян на темпы развития особей

Предпосевная обработка семян гибберелловой кислотой и цитокинином (БАП) влияет на всхожесть семян, темпы развития растений, способствует быстрому прохождению этапов онтогенеза. Результаты исследований представлены в табл. 26, 27. После обработки экзогенными регуляторами роста всхожесть семян

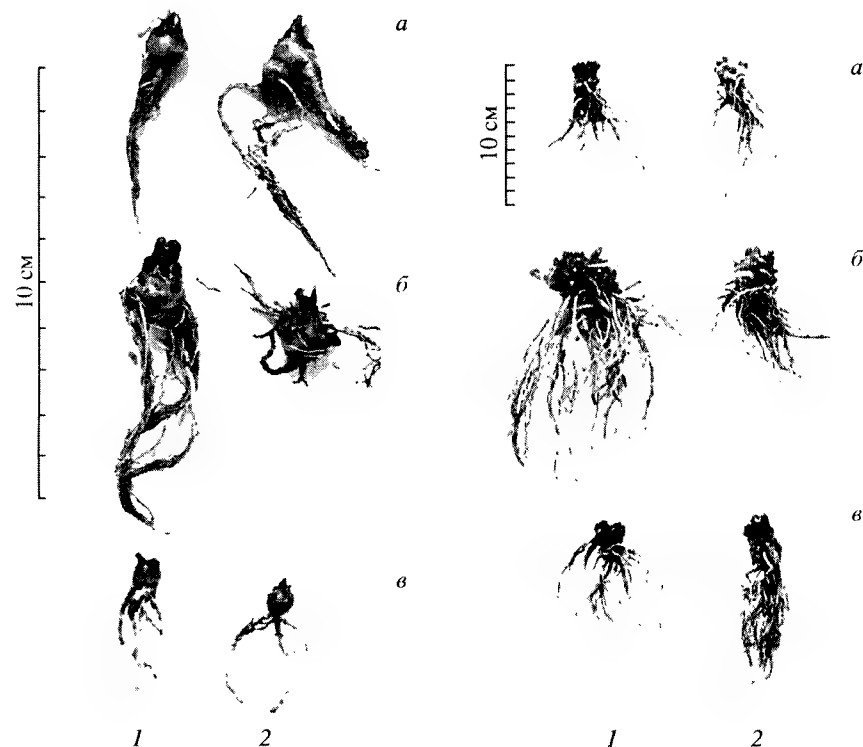


Рис. 40. Подземные органы растений *R. rosea* (1) и *R. iremelica* (2) первого года вегетации

а – растения-регенеранты, б – растения, выращенные из семян, обработанных экзогенно гибберелловой кислотой и БАП, в – контрольные растения

Рис. 41. Подземные органы растений *R. rosea* и *R. iremelica* второго года вегетации

а – растения-регенеранты, б – растения, выращенные из семян, обработанных экзогенно гибберелловой кислотой и БАП, в – контрольные растения

достигла 95–100%, причем у *R. rosea* увеличилась в 5–10 раз, у *R. iremelica* – в 5,5–42 раза.

Растения обоих видов, выращенные из семян, обработанных экзогенно стимуляторами роста, вступают в имматурное состояние в первый год жизни, *R. rosea* – 40%, *R. iremelica* – 25%. Небольшая часть особей *R. iremelica* (5%) после стимуляции вступают в виргинильное состояние в первый год жизни. В генеративный период особи обоих видов после гормональной обработки вступают на втором году жизни (6–7%). К третьему году жизни доля генеративных растений составляет 10–13%. Контрольные растения обоих видов (выращенные



Рис. 42. Подземные органы растений *R. rosea* (1) и *R. iremelica* (2) третьего года вегетации



Рис. 43. Подземные органы растений *R. rosea* пятого года вегетации



Рис. 44. Подземные органы растений *R. iremelica* пятого года вегетации

из необработанных семян) начинают вступать в генеративное состояние на третьем году жизни (1–5%).

Гормональная стимуляция способствует значительному увеличению массы подземных органов. На рис. 40–44 представлены подземные органы растений *R. rosea* и *R. iremelica*, выращенных в условиях культуры. Особи *R. rosea*, выращенные из семян, обработанных экзогенно стимуляторами роста, к концу второго года вегетации в 15,3 раза, третьего года – в 39 раз превосходят по массе подземных органов растения первого года вегетации. Особи *R. iremelica* данной группы опыта к концу второго года вегетации в 13,8 раз увеличивают массу подземных органов, а к концу третьего года – в 37 раз. Некоторые особи *R. rosea* к третьему году вегетации имели массу подземных органов – 75–81 г и превосходили контрольные растения в 3,5–4 раза. Такой массы подземных органов достигают к пятому году вегетации отдельные особи контрольной группы – 63,5–73,3 г (среднее значение 48,1–52,3 г). К пятому году вегетации масса подземных органов растений *R. rosea* и *R. iremelica* в среднем достигла 120–128 г (см. рис. 43, 44).

Предпосевная обработка семян гормональными веществами приводит к увеличению числа почек возобновления на растении и числа побегов. Так, у контрольных однолетних особей обоих видов формируется 1–2 надземных побега, у двухлетних – 3–5 побегов, у трехлетних – 4–12 побегов. Особи *R. rosea* и *R. iremelica*, выращенные из семян, обработанных экзогенно стимуляторами роста, к третьему году вегетации имеют по 25–38 надземных побегов и в среднем по 12 ростовых побегов, на каждом из которых от 3 до 6 почек возобновления.

11.6. Агроприемы возделывания

К настоящему времени разработаны агроприемы возделывания *R. rosea* в различных регионах России: на Алтае [Свиридова, Ревина, 1978; Ким, 1999], в Московской области [Нухимовский, Климахин, 1985; Нухимовский, 1997], на северо-востоке Европы [Котелина, Фролов, 1997; Фролов, Полетаева, 1998]. Для *R. iremelica* и *R. rosea* на Южном Урале агроприемы возделывания не описаны.

Размножаются эти виды семенами и вегетативным способом. Для посева семян и посадки корневищ выбирают светло-серые лесные или черноземные, богатые органикой, хорошо дренируемые почвы. Участок должен быть хорошо освещен. Хорошие результаты показывает внесение песка в гряды или лунки перед посадкой растений. Этот прием позволяет избежать потери корневищ при их выкопке. На суглинистых и глинистых кислых почвах с застойным увлажнением наблюдается большой выпад растений *R. iremelica* и *R. rosea*.

Высокую всхожесть имеют свежесобранные семена *R. iremelica* и *R. rosea*. Хранившиеся семена имеют низкую всхожесть и растянутый период прорастания. Для повышения всхожести необходима специальная подготовка семян – стратификация. Стратифицировать семена рекомендуют при низкой положительной температуре до 2° в течение месяца. При весенней посадке эту процедуру проводят за месяц до высева семян в грунт (в марте–апреле). Положительные результаты дает подзимний посев семян в открытый грунт осенью (октябрь) при наступлении постоянного похолодания. При этом семена проходят естественную стратификацию.

При весеннем и подзимнем посеве семена лучше высевать в ящики с хорошо дренированной почвенной смесью, состоящей из

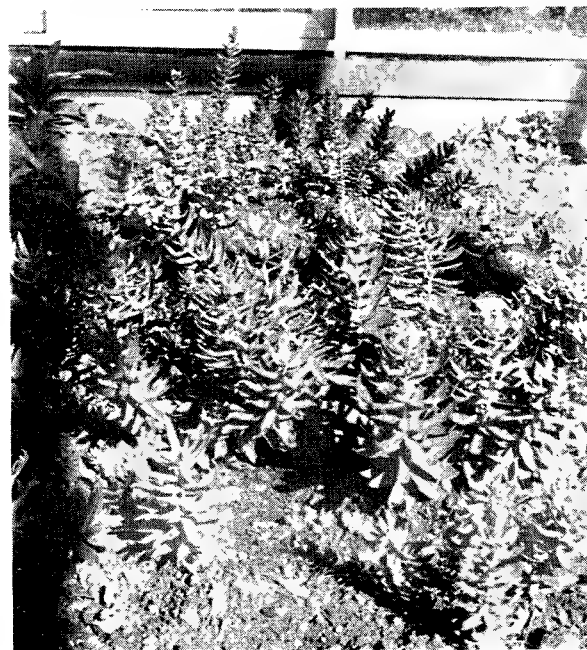


Рис. 45. Рядовые посадки *R. rosea*



Рис. 46. Рядовые посадки *R. iremelica*

дерновой земли, перегноя и песка в соотношении 1:1:1. Глубина заделки семян не более 1 см. Для удобства перед посевом семена смешивают с песком в соотношении 1:3.

Семена можно высевать и рядовым способом с междурядьями 20 см. Посевы прореживали, оставляя между растениями расстояние в 10–15 см. Рядовой способ посадки *R. iremelica* и *R. rosea* представлен на рис. 45 и 46.

Растения первого года вегетации растут очень медленно, нуждаются в притенении, прополке и поливе. В условиях Уфы первый год вегетации растения *R. iremelica* и *R. rosea* заканчивают обычно в ювенильном и имматурном состояниях, имеют 1–2 надземных побега.

На постоянное место пересадку растений производят осенью (в сентябре–октябре) в конце вегетации или ранней весной до начала отрастания надземных побегов. Поскольку исследуемые виды – гемикриптофиты, то при посадке растений нужно проследить, чтобы почки возобновления находились в верхней толще почвы или выступали над ее поверхностью не более чем на 0,5–1 см. После посадки растений поверхность почвы необходимо замульчировать опилками или перегноем.

Оба вида хорошо размножаются отрезками корневищ. Посадку отрезков корневищ, как и пересадку растений, производят осенью или ранней весной. Корневища маточного растения разрезают на отдельные части (делят по числу подземных побегов). Каждый фрагмент корневища должен быть длиной 4–6 см и иметь не менее 2–3 почек возобновления. Оставшиеся фрагменты корневища без почек возобновления и корни можно использовать для приготовления чаев и настоек. Для получения посадочного материала при вегетативном размножении лучше использовать 4–5-летние молодые генеративные растения.

В условиях Уфы *R. rosea* в отличие от *R. iremelica* нуждается в частом поливе. Кроме этого, *R. rosea* заканчивает вегетацию раньше, чем *R. iremelica*.

Глава 12

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОРГАНОГЕНЕЗА, ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ РИТМЫ РАЗВИТИЯ, АНТЭКОЛОГИЯ

12.1. Морфофизиологические особенности органогенеза

Исследования морфофизиологических особенностей *R. rosea* и *R. iremelica* включали несколько этапов: наблюдения за развитием конуса нарастания, ростом и формированием вегетативных и генеративных органов, характеристика почек возобновления, определение динамики содержания фитогормонов в процессе внутри- и внепочечного развития побегов.

12.1.1. Характеристика почек возобновления

Почки возобновления на корневищах *R. rosea* и *R. iremelica* расположены на уровне почвы или слегка в нее погружены. Для *R. iremelica*, как и для *R. rosea*, характерно наличие двух типов почек возобновления: вегетативных и смешанных (рис. 47, 48). Почки обоих типов закрыты почечными чешуями. Число почечных чешуй у обоих видов различно: у *R. iremelica* – 6, *R. rosea* – 10.

Вегетативные почки *R. rosea* имеют конусовидную форму (рис. 49), *R. iremelica* – округлую (рис. 50). Размеры вегетативных почек *R. rosea* и *R. iremelica*: 0,2–1,0 см высотой и 0,2–0,5 см в диаметре.

Почки смешанного типа крупнее вегетативных и имеют куполообразную форму (рис. 51). Почки смешанного типа *R. iremelica* отличаются от однотипных почек *R. rosea* округлой формой. Размеры этого типа почек: *R. iremelica* – 0,8–1,3 см высотой, 0,8–1,4 см шириной, *R. rosea* – 0,6–1,2 см высотой, 1,1–1,5 см шириной.

Почки смешанного типа бывают функционирующими и спящими. Почки различаются формой и размерами. Спящие почки смешанного типа расположены несколько выше рубца, оставшегося от отцветавшего ассимиляционного побега. Эти почки мелкие, трогаются они в рост в том случае, если апикальная почка ростового побега по каким-либо причинам повреждается и перестает функционировать.

12.1.2. Этапы органогенеза побегов

Цикл развития отдельного побега начинается от меристематического бугорка и завершается отмиранием. Полный цикл развития побегов у исследованных видов может быть полициклическим, дициклическим и моноциклическим.

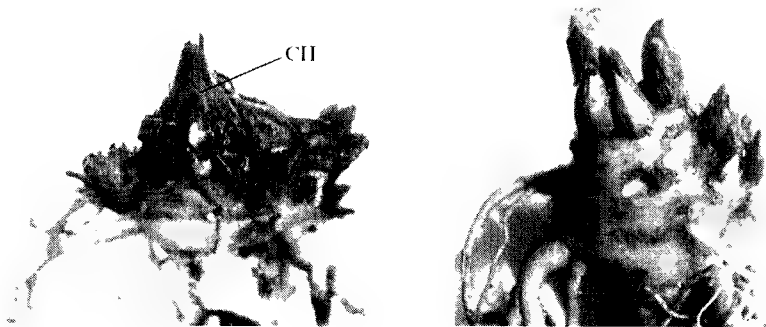


Рис. 47. Почка смешанного типа (СП) на корневище *R. rosea*

Рис. 48. Почки вегетативного типа на корневище *R. rosea*

На первом этапе органогенеза побега происходит закладка меристематического бугорка. Этапы органогенеза *R. rosea* и *R. iremelica* представлены на примере дициклического генеративного и осевого побегов. Закладка меристематического бугорка – недифференцированного конуса нарастания дициклического побега – в почках смешанного типа *R. rosea* и *R. iremelica* происходит в конце июня–июле в пазухах чешуевидных листьев ростового (осевого) побега (рис. 52). По отношению к осевому побегу (корневищу) надземные генеративные побеги являются боковыми. В почках смешанного типа происходит также закладка и формирование меристематического бугорка осевого побега, благодаря развитию которого происходит рост корневища (рис. 53).

На втором этапе органогенеза побега происходит формирование вегетативной сферы (узлов с зачатками листьев, междоузлий).

Рис. 49. Продольный разрез вегетативной почки *R. rosea*



Рис. 50. Продольный разрез вегетативной почки *R. iremelica*

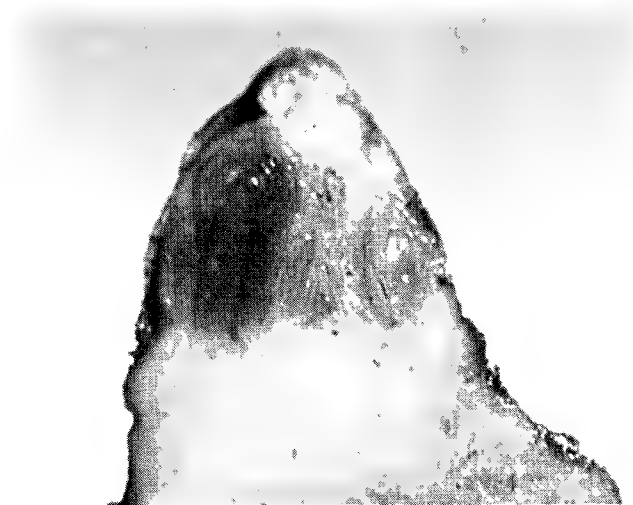


Рис. 51. Продольный разрез функционирующей почки смешанного типа *R. rosea*

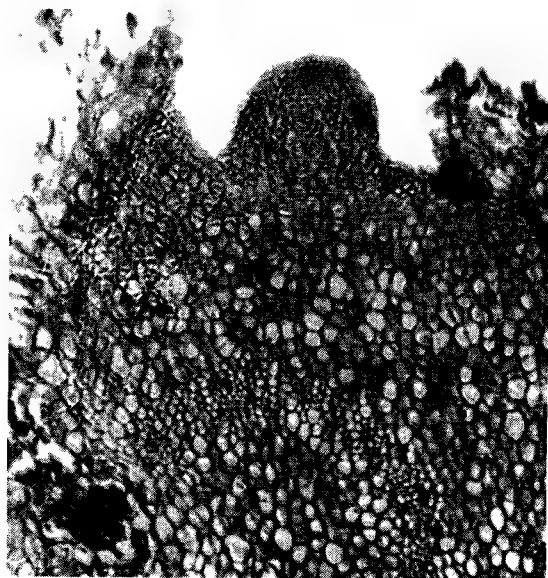


Рис. 52. Закладка меристематического бугорка дициклического генеративного побега *R. rosea*



Рис. 53. Закладка меристематического бугорка ростового побега в почке смешанного типа *R. iremelica*



Рис. 54. Конусы нарастания осевого побега *R. rosea* и *R. iremelica* на втором этапе органогенеза

а – *R. rosea* (август), б – *R. rosea* (октябрь), в – *R. iremelica* (декабрь)

Дифференциация и формирование зачатков побегов и листовых примордий на них происходит вплоть до декабря в почках смешанного и вегетативного типов. В почках смешанного типа закладываются зачатки осевого побега (в будущем корневища) и чешуевидных листьев. Последовательное формирование конуса нарастания осевого побега в осенне-зимний период представлено на рис. 54.

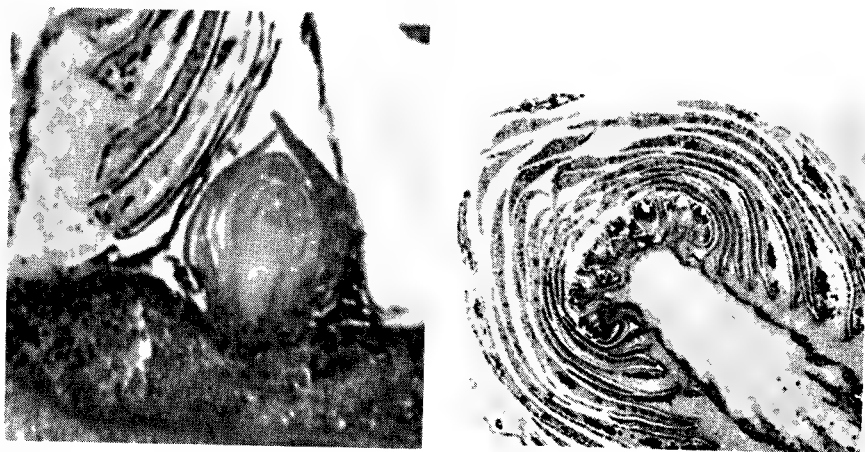


Рис. 55. Конус нарастания дициклического побега *R. rosea* на втором этапе органогенеза

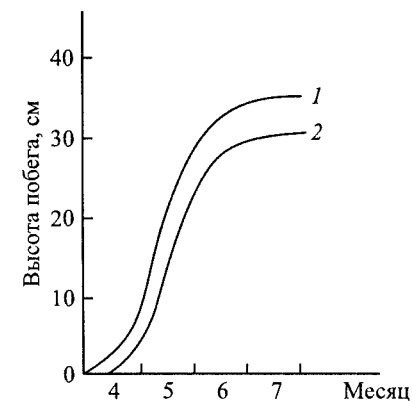
Рис. 56. Конус нарастания дициклического генеративного побега *R. iremelica* на четвертом этапе органогенеза

Внутрипочечная дифференциация дициклического генеративного побега на втором этапе органогенеза представлена на рис. 55.

В осенне-зимний период стремительно протекают третий и четвертый этапы органогенеза (рис. 56). В этот период наблюдается интенсификация митотической активности, ветвление осей генеративного побега и дифференциация флоральной зоны. Листья редуцируются и в их пазухах возникают зачатки лопастей и веточек соцветия – осей второго порядка в структуре генеративного побега. Элементы цветка в этот период времени в почках не обнаруживаются, лишь просматриваются цветковые бугорки. При интродукции видов в условия Уфы дальнейшая дифференциация соцветий до зачатков цветков происходит в феврале–марте.

Внепочечный рост побегов *R. rosea* и *R. iremelica* происходит сразу после таяния снега. Репродуктивные и ассимиляционные побеги исследованных видов ортотропные. Для этих побегов ветвление не характерно. Но иногда, при полегании побегов, наблюдается образование побегов второго порядка из пазух ассимилирующих листьев. Все побеги несут одну весенне-летнюю генерацию листьев. Длительность их жизни 3,5–4 мес. У большинства особей *R. rosea* и *R. iremelica* в июле наблюдается второе отрастание побегов, моноциклических. По своим размерам они сильно уступают весенним побегам: у *R. rosea* эти побеги длиной 2,5–7,0 см, *R. iremelica* – 2,0–4,0 см.

Рис. 57. Динамика роста генеративных побегов *R. rosea* (1) и *R. iremelica* (2)



Фазы цветения этих побегов укорочены, семена на них, как правило, не вызревают. Ход роста генеративных побегов *R. rosea* и *R. iremelica* однотипный. Динамика роста побегов представлена на рис. 57. Изменение размеров генеративных и вегетативных побегов происходит за счет удлинения междоузлий, а во время цветения – за счет развития соцветий. В течение первых 10–15 дней развития темпы роста побегов очень замедлены, в дальнейшем они возрастают.

12.1.3. Динамика содержания фитогормонов

Содержание фитогормонов определяли в процессе внутри- и внепочечного развития дициклических побегов *R. rosea* и *R. iremelica*.

В период закладки меристематических бугорков (июнь–август) почки характеризуются высоким содержанием цитокининов и низким содержанием АБК, что свидетельствует об интенсивных процессах роста и развития, происходящих в них (рис. 58).

С наступлением первых морозов (сентябрь, октябрь) в почках происходит кратковременное резкое снижение содержания цитокининов и увеличение АБК. Но затем происходит увеличение содержания ауксинов, а далее – и цитокининов, что свидетельствует о продолжающихся процессах развития в почках под покровом снега. С декабря по февраль почки находятся в состоянии покоя. Содержание АБК в данный период достигает своего максимума, а ауксинов и цитокининов – минимума.

В феврале–марте, ранней весной, под покровом снега идет интенсивное набухание почек. В этот период в конце февраля в почках происходит постепенное снижение содержания АБК и стремительное накопление ауксинов и цитокининов. К концу апреля – началу мая, в период таяния снега, содержание этих гормонов достигает своего максимума. Наблюдается быстрая дифференциация структур будущих побегов. Содержание цитокининов в это время в почках более чем вдвое превышает содержание та-

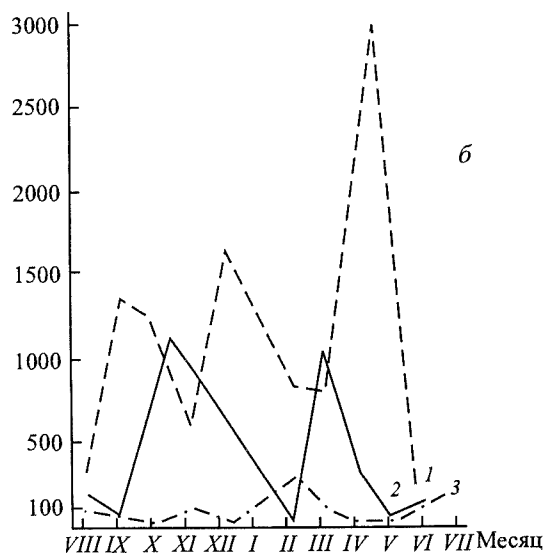
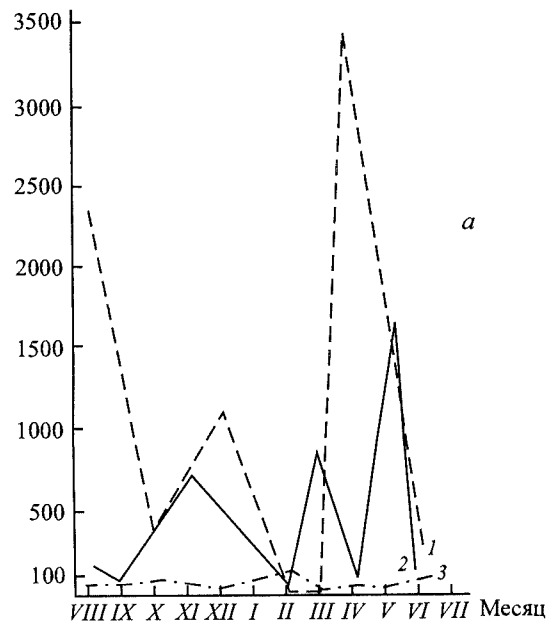


Рис. 58. Динамика содержания эндогенных гормонов в процессе внутри- и внепочечного развития дициклического надземного побега *R. rosea* (а) и *R. iremela* (б)

1 — цитокинины, 2 — ауксины, 3 — АБК. По оси ординат — содержание эндогенных гормонов в почках, нг/г сырой массы

кового в закладывающихся почках и более чем в 3000 раз в поющих.

С наступлением первых теплых дней быстро отрастают надземные генеративные и вегетативные побеги. В генеративных побегах быстро формируются части цветка. Начало линейного роста побегов сопровождается высоким содержанием цитокининов в них и низким — ауксинов и АБК. Завершение линейного роста побегов сопровождается снижением цитокининов.

В июле–августе появляются первые признаки старения побегов. При старении побегов происходит накопление АБК и снижение содержания ауксинов и цитокининов, которое достигает своего минимума. Постепенно отмирают надземные побеги. Эта фенофаза длится с августа по сентябрь, иногда и октябрь. В это время на корневище в почках возобновления идут процессы дифференциации структур побегов будущего года вегетации. Динамика содержания ауксинов, цитокининов и АБК в подземных побегах (корневищах) иная, чем в надземных побегах (рис. 59). Содержание фитогормонов в корневищах *R. rosea* и *R. iremela* ниже, чем в почках надземных побегов.

Таким образом, короткий вегетационный период *R. rosea* и *R. iremela* связан с длительным внутрпочечным развитием (более 10 мес). Заблаговременная закладка репродуктивных органов в почках возобновления происходит в год, предшествующий вегетации. Это дает возможность растениям весной вступить в фазу цветения уже через 15–20 дней после начала вегетации и в условиях короткого вегетационного периода завершить цикл развития плодоношением. Динамика содержания фитогормонов (ауксинов, цитокининов и АБК) положительно коррелирует с морфофизиологическими процессами малого жизненного цикла и отражает основные этапы органогенеза побега.

12.2. Антэкология

Каждая особь *R. rosea* и *R. iremela* имеет побеги с однотипными в половом отношении цветками. Каждый репродуктивный побег несет одно соцветие.

Фаза бутонизации при интродукции наступает в конце апреля, фаза цветения — в начале мая. Соцветие *R. rosea* и *R. iremela* однотипное, монотелическое, многоцветковое, плейохазий. Плейохазий состоит из центрального цветка и парциальных соцветий, число которых у обоих видов колеблется от 3 до 11 и зависит от года жизни. В первый год цветения число соцветий

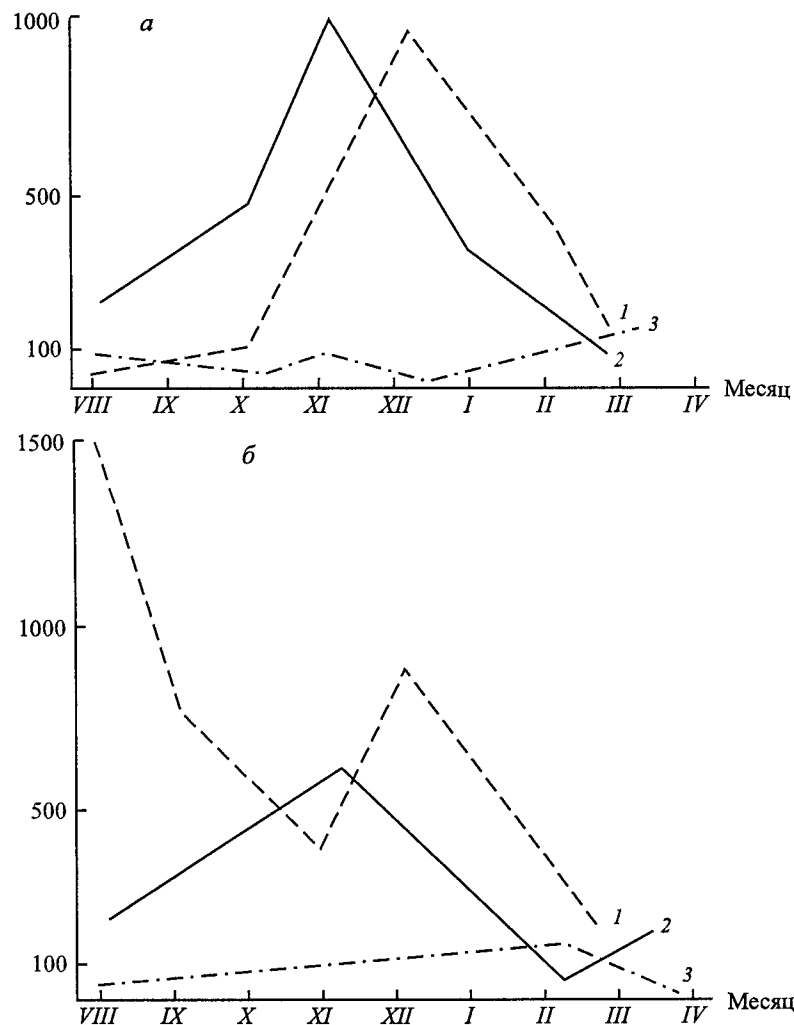


Рис. 59. Динамика содержания эндогенных гормонов в подземном побеге (корневище) *R. rosea* (а) и *R. iremelica* (б)
1 – цитокинины, 2 – ауксины, 3 – АБК. По оси ординат – содержание эндогенных гормонов в почках, нг/г сырой массы

меньше, в последующие годы – увеличивается. Соцветия образованы моно-, дихазием, двойным дихазием, иногда завитком (рис. 60). По густоте и размерам соцветия не однородны. Размеры соцветий исследованных видов в первый год цветения имеют 0,8–0,9 см высотой, 1,2–1,5 см в диаметре. В последующий год их размеры увеличиваются в 1,2 раза в высоту и 2 раза в диаметре.

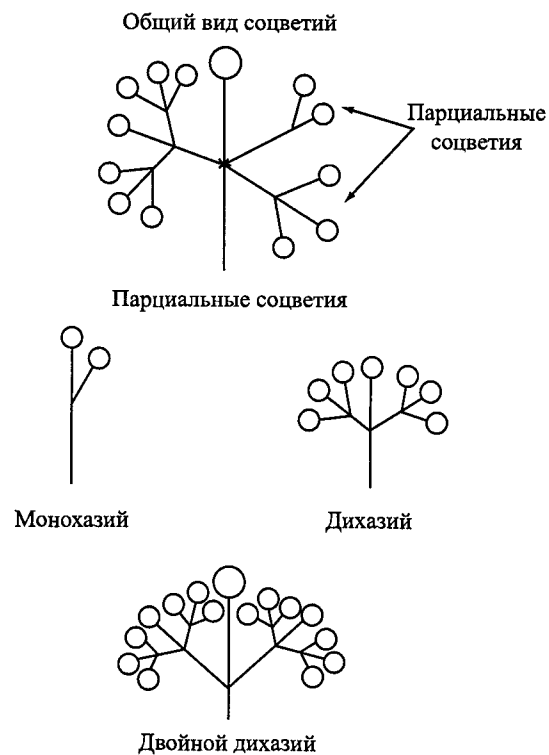


Рис. 60. Схема соцветий *R. rosea* и *R. iremelica*

Соцветия обоих видов различаются по половому типу цветков и их числу. При интродукции у *R. rosea* нами установлено наличие функционально-мужских и собственно женских цветков, у *R. iremelica* – функционально-мужских, собственно женских и обоеполых цветков.

Функционально-мужские цветки. Для цветков этого типа характерно наличие хорошо развитых тычинок с фертильной пылью и пестиков с недоразвитыми семязпочками. У *R. rosea* 27–65 цветков такого типа на одном побеге, *R. iremelica* – 15–72. Тычинок у *R. rosea* 5–12, *R. iremelica* – 8–12, цветки 4–5-членные. Чашелистики линейные, около 1 мм высотой, заостренные. Пестики короче чашелистиков. Чашелистиков и лепестков 4–5. Лепестки в 2–3 раза длиннее чашелистиков. У *R. rosea* цветки меньше цветоножек, у *R. iremelica* – равны. Тычиночные нити в 2 раза длиннее лепестков. Пыльники круглые, хорошо развитые, желтого цвета. Окраска околоцветника обоих видов от лимонно-желтого до медово-желтого.

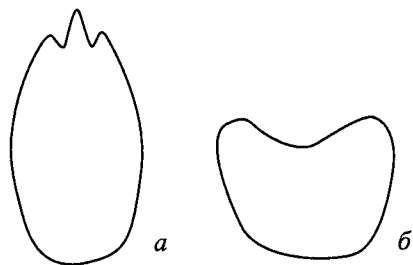


Рис. 61. Нектарники *R. rosea* (а) и *R. iremelica* (б)

Обоеполые цветки. Для цветков такого типа характерно наличие хорошо развитых тычинок и пестиков: пестиков – чаще 4 (реже 5), тычинок – от 8 до 12, в соцветии – 19–35 цветков. Число чашелистиков и лепестков равно числу пестиков. Длина цветков равна длине цветоножек. Чашелистики в 1,5–2 раза короче лепестков, тычинки в 1,5 раза длиннее лепестков. Чашелистики и лепестки линейно-ланцетные, заостренные, желто-зеленого цвета. Пыльники хорошо развиты. Тычинки и тычиночные нити желтого цвета. Пестики в 1,5 раза короче лепестков. У основания каждого пестика – недоразвитые нектарники. Обоеполая особь представлена на рис. 1.

Собственно женские цветки. В цветках данного типа отсутствуют тычинки, имеются хорошо развитые пестики. Околоцветник желто-зеленого цвета. У *R. rosea* – 15–50 цветков в соцветии, у *R. iremelica* – 32–63. У обоих видов длина цветков короче цветоножек. Число пестиков, лепестков и чашелистиков у *R. rosea* 4, реже 5, у *R. iremelica* встречаются 6–8-членные цветки. Лепестки линейные, туповатые у *R. rosea*, у *R. iremelica* в верхней части иногда сросшиеся или острые. У *R. rosea* длина чашелистиков меньше лепестков, у *R. iremelica* длина лепестков равна таковой чашелистиков. У основания пестиков – по одному нектарнику. Нектарники у исследованных видов отличаются по форме. У *R. iremelica* нектарники, расширяющиеся кверху, широкотрапцевидные, с выемчатой верхушкой, длина нектарников в 1,5–1,8 раза превосходит ширину (рис. 61). У *R. rosea* нектарники, суженные кверху, язычковидные, верхушка их несколько выпуклая, длина нектарников в 2–3 раза превышает ширину. Такую же язычковидную форму нектарников, длина которых в 2–3 раза больше ширины, отмечают для *R. rosea*, обитающих на европейском северо-востоке России [Фролов, Полетаева, 1998] и в Кузнецком Алатау [Некратова и др., 1991].

Функционально-женских цветков, описанных для *R. rosea* [Нухимовский и др., 1987; Паутова, 1993], у *R. iremelica* нами не обнаружено.

Цветение при интродукции наступает в мае, реже в июне. Распускание цветков в плейохазии происходит по центробежному типу. Для видов характерен дневной тип распускания цветков. Всем типам цветков свойственно однократное распускание венчика, который относится к хазмогамному типу. Длительность цветения зависит от типа цветков.

Первыми начинают распускаться функционально-мужские и обоеполые цветки. Длительность цветения функционально-мужских цветков – 2–6 дней. В дождливую погоду продолжительность цветения увеличивается у *R. rosea* до 8–14 дней, у *R. iremelica* – до 8–10 дней. Длительность цветения обоеполых цветков – 11–24 дней. Собственно женские цветки распускаются на 2–3 дня позже функционально-мужских и обоеполых. Продолжительность их цветения самая большая и составляет 12–25 дней.

Конец цветения сопровождается разрастанием завязи. Образуются плоды-листки ланцетной формы, обычно зеленого цвета. У *R. rosea* 6–8 мм длиной, прямостоячие, с коротким, около 1 мм длиной, тонким носиком. У *R. iremelica* плоды ланцетные, 5–8 мм длиной, слегка толстоватые, с коротким носиком (около 0,5 мм), иногда заканчивающимся булавовидным отростком.

Основными опылителями являются мухи (отряд *Diptera*).

12.3. Фенологические ритмы развития

Один из важных факторов при оценке успешности интродукции вида – его зимостойкость. *R. rosea* и *R. iremelica* – виды, устойчивые к воздействию низких температур почвы и воздуха. За период наблюдений гибель растений после перезимовки не отмечалась. Даже длительная, бесснежная и морозная осень 1994 г. не повлекла выпадения особей *R. rosea* и *R. iremelica*.

Сроки наступления отдельных фенофаз изученных видов довольно близки (табл. 29). *R. iremelica* вступает в отдельные фенофазы на 3–4 дня позже *R. rosea* [Ишмуратова, 1996; Ишмуратова, Сацыперова, 1998].

Начало вегетации обоих видов приходится на середину, а иногда (1995 г.) начало апреля. Длительность вегетации у *R. iremelica* – 156–174, у *R. rosea* – 90–169 дней. Фаза бутонизации у обоих видов наступает в конце апреля, фаза цветения – в начале мая. Длительность последней фазы зависит от типа цветков. Оконча-

Таблица 29

Среднегодовые фенодаты *R. rosea* и *R. iremelica*,
интродуцированных в условиях Уфы (1992–1995 гг.)

Фенофаза	<i>R. rosea</i>	<i>R. iremelica</i>
Вегетация		
начало	10.04±5	13.04±6
опадение листьев	18.07±36	10.08±15
вторичное образование побегов	27.06±12	27.06±24
Бутонизация	24.04±9	27.04±9
Цветение		
начало	1.05±10	6.05±6
конец	23.05±12	28.05±9
Плодоношение		
начало	29.05±8	15.06±8
Примечание. Фенодаты: число, месяц ± дни.		

ние цветения приходится на конец мая–начало июня. По срокам распускания оба вида относятся к группе поздневесенних или раннелетних растений. Начало плодоношения приходится на первую декаду июня. По срокам созревания плодов виды относятся к среднеспелым. Созревание семян в среднем длится 35–50 дней. Опадение листьев фиксировалось у *R. rosea* в июле, у *R. iremelica* в августе.

Довольно сильно сказываются на сезонном ритме развития растений метеорологические условия, представленные в гл. 1. (см. табл. 3). Стремительная и теплая весна приводит к раннему наступлению отдельных фенофаз, убыстряет сроки их прохождения, сокращает длительность вегетации. К примеру, в период ранней весны 1995 г. было отмечено наступление фазы бутонизации 15–17 апреля. Фаза цветения в этот год наступила у *R. rosea* 21 апреля, у *R. iremelica* 30 апреля. Соцветия распускались на побегах высотой 2–5 см. Жаркие дни сокращали фазу цветения. Сухое и жаркое лето приводит к раннему окончанию вегетации *R. rosea* (1995 г., первая декада июня). В аналогичных условиях особи *R. iremelica* повторно цвели и плодоносили.

Пасмурная погода удлиняет фазу цветения. Избыток дождей замедляет плодоношение и увеличивает продолжительность вегетации.

При интродукции в условиях Уфы особи *R. iremelica* в отличие от особей *R. rosea* не повреждаются *Nematoda* gen. sp.

Таким образом, *R. iremelica*, обитающая в природе в более сухих экотопах, чем *R. rosea*, при интродукции в условиях Башкирского Предуралья проявляет большую устойчивость к относительно жарким и сухим природно-климатическим условиям региона, чем *R. rosea*.

Глава 13

КЛОНАЛЬНОЕ МИКРОРАЗМНОЖЕНИЕ IN VITRO

В последнее время для решения сохранения генофонда редких и исчезающих видов растений широкое применение получил метод культуры *in vitro*. С этим методом связано, во-первых, создание банков каллусных и суспензионных культур, меристематических культур, культуры семян, пыльников и пыльцы, криосохранение растительных тканей; во-вторых, создание технологий размножения растений с перспективой их дальнейшей интродукции и реинтродукции.

Имеющиеся в литературе сведения о размножении *R. rosea* этим методом немногочисленны, относительно размножения *R. iremelica* в культуре *in vitro* сведения вообще отсутствовали. В работах В.Н. Кафтанат и др. [1988а,б] описаны способы укоренения *in vitro* ассимиляционных побегов *R. rosea*. О.Ф. Базюк и др. [1994] укореняли в культуре сегменты ассимиляционных побегов, имеющих 1–2 ассимиляционных листа. Каллусообразующую и регенерационную способность листьев изучали Е.Б. Кириченко и др. [1994]. Анализ литературы позволил сделать вывод, что все попытки размножения *R. rosea* в культуре *in vitro* были связаны с размножением ассимилирующих органов (листьев, надземных побегов), при этом подземный побег (корневище) в размножение не вовлекался. Исследователи, предлагавшие методы размножения *in vitro* *R. rosea*, по-видимому, не наблюдали за развитием регенерантов в открытом грунте. Это позволило им сделать необоснованные прогнозы относительно возможности размножения *R. rosea* *in vitro* с использованием описанных подходов.

Нами также были предприняты попытки размножения *in vitro* *R. rosea* и *R. iremelica* с использованием ассимилирующих органов (надземных побегов, их сегментов, листьев) [Бикметова (Ишмуратова), 1991; Бикметова (Ишмуратова), Байбурина, 1993]. Однако эти попытки были неудачными. Проведенные нами многолетние наблюдения за регенерантами в открытом грунте позволили сде-

лать вывод, что несмотря на укоренение, ассимилирующие побеги корневища не формируют, а растения-регенеранты в конце вегетационного периода погибают. Поэтому нам пришлось отказаться от изложенных выше способов размножения и искать иные приемы культивирования *R. rosea* и *R. iremelica*, учитывая особенности размножения и биологии видов.

Разработан лабораторный способ клонального микроразмножения *R. iremelica* и *R. rosea* [Ишмуратова, 1996; 1998a]. При разработке метода клонального микроразмножения растений за основу взяты этапы размножения, предложенные Н.В. Катаевой и В.А. Аветисовым [1981]: 1) эксплантирование исходной ткани растений, 2) собственно микроразмножение, 3) укоренение размноженных побегов, 4) подготовка растений-регенерантов к высадке в почвенный субстрат. Нами были введены еще два этапа: 5) наблюдение за развитием растений-регенерантов в условиях открытого грунта, включая изучение особенностей онтогенеза и фенологии, 6) первичные химические и фармакологические исследования сырья растений-регенерантов [Ишмуратова, 1998б].

13.1. Эксплантирование исходной ткани

Определяющую роль на этой стадии играет дезинфекция экспланта, поскольку питательная среда является отличным субстратом для развития бактериальной и грибной микрофлоры. Эксплантами являлись почки и семена (рис. 62).

Поскольку семена *R. rosea* и *R. iremelica* обладают различными типами покоя (см. гл. 11), то в условиях *in vitro* также возможно использование различных подходов для выведения их из этого состояния. Это может быть эксплантирование свежесобранных семян, использование гормональных факторов для стимуляции прорастания и изолирование семенной кожуры.

Для свежесобранных семян *R. iremelica* всхожесть в условиях культуры *in vitro* составляет 35–70%, тогда как грунтовая всхожесть составляет 2,5–23% (гл. 11). При этом наблюдается массовое прорастание семян на 15-й день культивирования.

При гормональной предпосевной обработке семян (БАП + ГК в концентрациях по 1 мг/л или кинетин в концентрации 0,5 мг/л + ГК в концентрации 1 мг/л) в условиях *in vitro* также можно повысить всхожесть семян до 55–98%. Сроки прорастания семян сокращаются до 3–4 дней.

Удаление семенной кожуры также способствует сокращению сроков прорастания семян на 2–3 дня.



Рис. 62. Эксплантирование в культуру *in vitro* семян *R. rosea* (1) и почки смешанного типа *R. iremelica* (2)

Таблица 30

**Влияние различных дезинфицирующих растворов на показатели
инфицированности и жизнеспособности семян
R. rosea и *R. iremelica* в культуре *in vitro***

Дезинфицирующий рас- твор		Число семян, %					
концентрация	экспо- зиция, мин	инфицированных		жизнеспособных		непроросших	
		<i>R. rosea</i>	<i>R. ire- melica</i>	<i>R. rosea</i>	<i>R. ire- melica</i>	<i>R. rosea</i>	<i>R. ire- melica</i>
3%-ный рас- твор перекиси водорода	1	97,0	81,0	3,0	11,0	0	8,0
	3	80,0	78,0	12,0	12,0	8,0	10,0
	5	43,0	50,0	50,0	36,0	7,0	14,0
	7	16,0	10,0	60,0	44,0	24,0	46,0
0,1%-ный рас- твор диацита	1	80,0	83,0	18,0	10,0	2,0	7,0
	3	50,0	44,5	23,0	19,5	27,0	36,0
	5	5,0	5,0	70,0	65,0	25,0	30,0
	10	2,0	1,0	40,0	45,0	58,0	54,0
70%-ный рас- твор этанола	1	7,0	5,0	70,0	63,0	23,0	32,0
	3	0	0	0	0	100,0	100,0
последова- тельно							
70%-ный рас- твор этанола	1						
3%-ный рас- твор перекиси водорода и	5						
0,1%-ный рас- твор диацита	7	3,0	5,0	97,0	94,0	0	1,0

Для оценки успешности дезинфекции семян нами использованы следующие показатели: число инфицированных, непроросших и жизнеспособных семян после дезинфекции. В качестве дезинфицирующих средств применяли 3%-ный раствор перекиси водорода, 0,1%-ный раствор диацита, 70%-ный раствор этанола. Результаты опытов приведены в табл. 30. Максимального числа жизнеспособных семян (97% *R. rosea* и 94% *R. iremelica*), минимального числа инфицированных и непроросших семян удалось достичь при использовании комбинации дезинфицирующих растворов – последовательном выдерживании семян в 70%-ном растворе этанола (в течение 1 мин), 3%-ной перекиси водорода (5 мин) и диаците (7 мин).

При введении почек *R. iremelica* и *R. rosea in vitro* учитывали их морфофизиологические особенности, содержание в них эндогенных гормонов.

Высокое содержание ауксинов и цитокининов в почках обоих видов приходится на март–апрель (см. рис. 59). Было бы логичным вводить в культуру *in vitro* почки именно в этот период времени. Но в связи с тем, что почки в это время набухают, почечные чешуи лопаются, а расположены почки на уровне почвы или слегка в нее погружены, добиться высокого процента стерильности экспланта в весенний период изоляции нам не удалось. Оптимальным временем года для введения в культуру *in vitro* почек подземных растущих побегов *R. iremelica* и *R. rosea* является осень (сентябрь–октябрь) и лето (июнь–июль) перед второй вегетацией побегов. В это время активность эндогенных гормонов (ауксинов и цитокининов) в почках достаточно высока, что свидетельствует об интенсивных процессах дифференциации в них, а сами почки плотно укрыты почечными чешуями (см. гл. 12). Благодаря использованию нераскрытых почек подземных побегов *R. iremelica* и *R. rosea* нам удалось достичь минимума инфицированных (25% для *R. rosea* и 30% для *R. iremelica*) и максимума жизнеспособных и неинфицированных (68% для *R. rosea* и 66% для *R. iremelica*) эксплантов.

Дезинфекцию верхушечных частей ростовых (подземных) побегов проводили по той же схеме, что и дезинфекцию семян.

13.2. Собственно микроразмножение

13.2.1. Влияние трофических и физических факторов на процесс культивирования

Исследуемые виды – высокогорные растения, обитающие в условиях высокой инсоляции, поэтому для прорастания семян обязательно присутствие света. В условиях *in vitro* семена высевали в биологические пробирки, а также в банки из зеленого стекла. Пробирки и банки с семенами инкубировали в условиях светоплощадки при люминесцентном освещении с интенсивностью 10 000 лк и при 16-часовом фотопериоде. Прорастание семян наблюдали только в биологической посуде, стекло которой беспрепятственно пропускает лучи всего спектра. В банках с ограниченной пропускной способностью света прорастания семян *R. rosea* и *R. iremelica* не наблюдали.

Для культивирования имматурных растений использовали питательные среды с высоким (MS, LM) и низким содержанием солей (W). Составы применяемых питательных сред приведены в табл. 31.

Таблица 31

Составы применяемых питательных сред для культивирования
R. rosea и *R. iremelica* *in vitro*

Компоненты	Концентрация в среде для культивирования, мг/л		
	среда MS	среда LM	среда W
Основные неорганические питательные вещества			
NH ₄ NO ₃	1650	2650	—
KNO ₃	1900	1900	80
Ca(NO ₃) ₂	—	—	200
CaCl ₂ · 2H ₂ O	440	22	—
MgSO ₄	—	—	360
MgSO ₄ · 7H ₂ O	370	1850	—
KH ₂ PO ₄	170	340	—
KCl	—	—	65
Na ₂ SO ₄	—	—	200
NaH ₂ PO ₄	—	—	16
Источник микроэлементов			
KJ	0,83	4,15	0,75
H ₃ BO ₃	6,20	31,00	1,50
MnSO ₄ · 4H ₂ O	22,30	21,00	—
MnSO ₄	—	—	4,50
ZnSO ₄ · 7H ₂ O	8,60	43,00	—
ZnSO ₄	—	—	1,50
Na ₂ MoO ₄ · 2H ₂ O	0,25	1,25	0,0025
CuSO ₄ · 5H ₂ O	0,025	0,50	0,02
CoCl ₂ · 6H ₂ O	0,025	0,13	—
Источник железа			
Fe ₂ (SO ₄) ₃	—	—	2,5
Fe ₂ SO ₄ · 7H ₂ O	27,80	27,80	—
Na ₂ ЭДТА · 2H ₂ O	37,30	37,30	—
Органические вещества			
Мезоинозит	100,0	100,0	—
Никотиновая кислота	0,5	0,5	0,5
Пиридоксин-HCl	0,5	0,5	0,1
Источник углевода			
Сахароза	15000,0	30000,0	20000,0

Результаты культивирования имматурных растений *R. iremelica* и *R. rosea* на питательных средах MS, LM и W представлены в табл. 32.

R. rosea и *R. iremelica* в местах естественного произрастания обитают на органогенно-щелочистых почвах, богатых органическими и бедных минеральными веществами. Данные, представленные в табл. 32, свидетельствуют, что наилучшей для культиви-

Таблица 32

Размеры надземных и подземных органов имматурных растений
R. rosea и *R. iremelica*, культивируемых на разных питательных средах

Питательная среда культивирования	Длина, см				Число ассимиляционных побегов на растении, шт.	
	надземных органов		подземных органов		<i>R. rosea</i>	<i>R. iremelica</i>
	<i>R. rosea</i>	<i>R. iremelica</i>	<i>R. rosea</i>	<i>R. iremelica</i>		
Murashige, Skoog [1962]	4,6±0,6	3,6±0,4	3,5±0,5	3,0±0,1	6,0±0,6	3,9±0,2
Litvay et al. [1981]	3,6±0,4	3,2±0,0	3,5±0,2	3,1±0,4	2,8±0,4	1,6±0,3
White [1943]	2,3±0,4	2,0±0,3	4,0±0,4	4,8±0,1	0,8±0,1	0,9±0,1

рования прегенеративных особей *R. rosea* и *R. iremelica* была среда MS, содержащая аммонийную и нитратную формы азота, низкую концентрацию сахарозы в отличие от питательных сред по прописи LM и W. При культивировании на питательной среде MS растения *R. rosea* и *R. iremelica* имеют максимальное число (6,0 и 3,9 соответственно) и размеры ассимилирующих побегов и хорошо развитые подземные органы. Особи обоих видов, культивируемые на питательной среде LM, уступают по темпам роста и развития растениям, произрастающим на питательной среде MS. Культивирование растений исследованных видов на питательной среде W тормозит их рост и приводит к отмиранию ассимиляционных побегов. Перенос на питательную среду MS растений, произрастающих на среде W, приводит к формированию хорошо развитых ассимиляционных побегов. Питательная среда MS взята нами за основу и использована в последующих экспериментах.

Растения *R. iremelica* по числу ассимиляционных побегов, размерам надземных и подземных органов несколько уступают растениям *R. rosea*. На рис. 63 представлено культивирование растений *R. rosea* и *R. iremelica*, выращенных из семян *in vitro*, на безгормональных питательных средах MS, LM и W.

Изучено влияние различных минеральных солей, входящих в состав питательных сред MS, LM и W, на фоне константного содержания биологически активных веществ БАП и ИУК на рост прегенеративных растений *R. rosea* и *R. iremelica*. В качестве фона использовали: 1) БАП в концентрации 0,2 мг/л; 2) БАП в концентрации 0,2 мг/л + ИУК в концентрации 0,1 мг/л; 3) БАП в концентрации 0,1 мг/л + ИУК в концен-

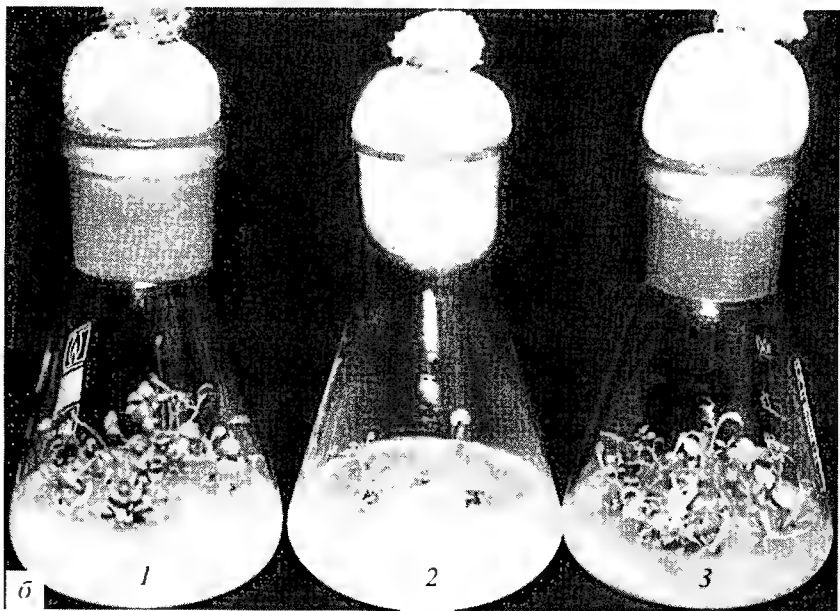
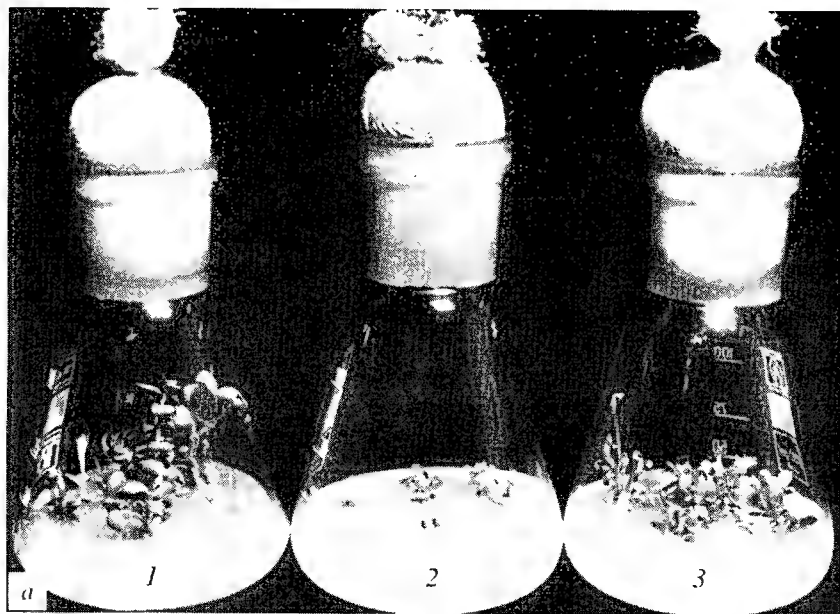


Рис. 63. Культивирование *R. rosea* (а) и *R. iremelica* (б) на безгормональных питательных средах

1 – питательная среда MS, 2 – питательная среда W, 3 – питательная среда LM

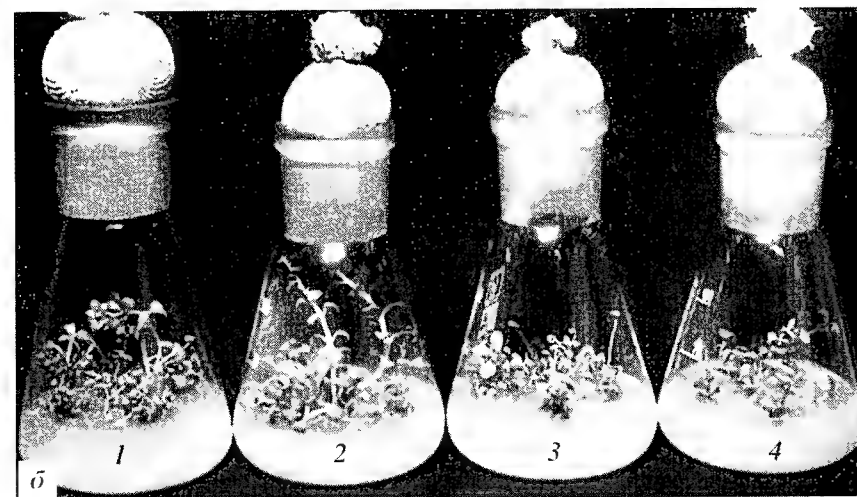
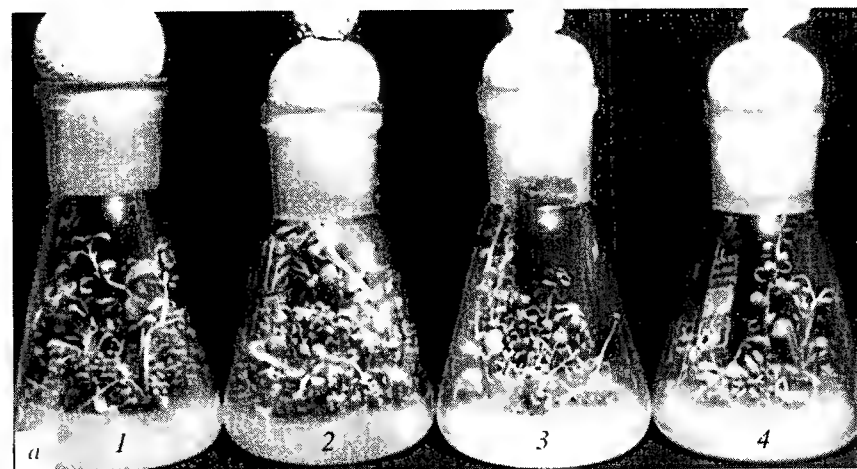


Рис. 64. Культивирование *R. rosea* (а) и *R. iremelica* (б) на питательной среде MS, содержащей фоновые добавки

1 – БАП в концентрации 0,2 мг/л; 2 – БАП в концентрации 0,2 мг/л + ИУК в концентрации 0,1 мг/л; 3 – БАП в концентрации 0,1 мг/л + ИУК в концентрации 0,05 мг/л; 4 – контроль, безгормональная питательная среда

трации 0,05 мг/л. Контрольными вариантами служили питательные среды MS, LM и W, не содержащие гормональных добавок. Культивирование прегенеративных растений *R. rosea* и *R. iremelica* на питательных средах MS, LM и W, содержащих фоновые гормональные добавки, представлено на рис. 64–66. Результаты исследования свидетельствуют, что для культиви-

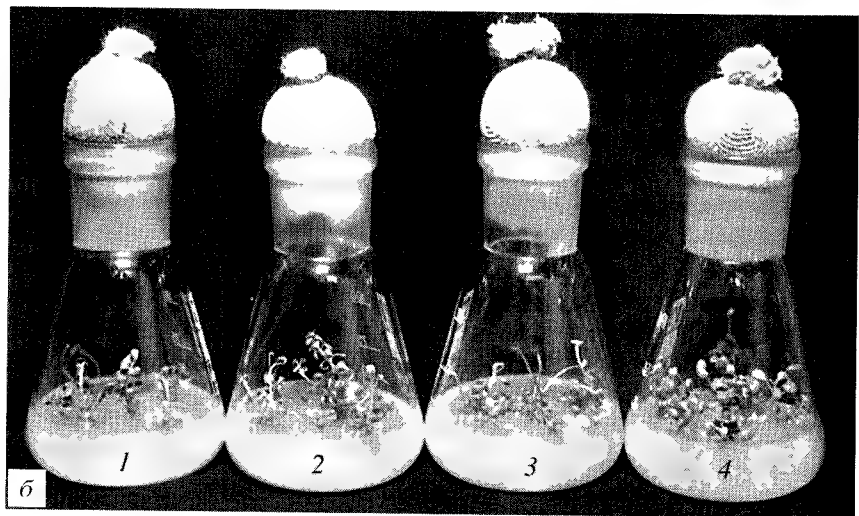
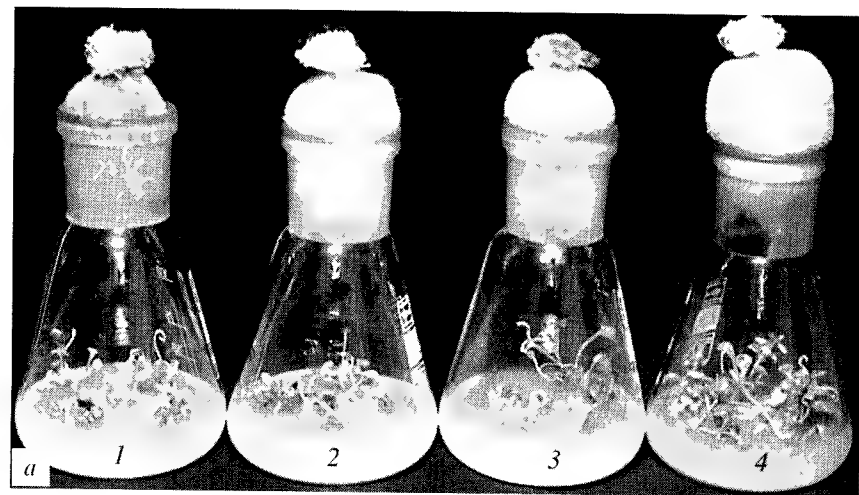


Рис. 65. Культивирование *R. rosea* (а) и *R. iremelica* (б) на питательной среде LM, содержащей фоновые добавки

1 – БАП в концентрации 0,2 мг/л; 2 – БАП в концентрации 0,2 мг/л + ИУК в концентрации 0,1 мг/л; 3 – БАП в концентрации 0,1 мг/л + ИУК в концентрации 0,05 мг/л; 4 – контроль, безгормональная питательная среда

рования *R. rosea* и *R. iremelica* наилучшей является питательная среда, содержащая минеральные соли по MS.

Для культивирования различных экотипов *R. rosea* и *R. iremelica* применены жидкие и твердые питательные среды, содержащие различные концентрации агара (табл. 33).

Влияние содержания агара в питательной среде на рост надземных и подземных органов различных экотипов *R. rosea* и *R. iremelica*, культивируемых *in vitro*

Номер эко- типа	Номер ценопоу- ляции	Длина органа (в см) при различном содержании агара в питательной среде, %					
		0		0,45		0,65	
		ассимиляционный побег	корень	ассимиляцион- ный побег	корень	ассимиляцион- ный побег	корень
<i>R. rosea</i>							
1	1	2,4±0,2	1,2±0,1	2,0±0,4	1,0±0,1	1,0±0,1	0,3±0,0
1	4	2,6±0,2	1,0±0,1	1,7±0,0	1,2±0,06	0,8±0,1	0,5±0,0
1	10	2,8±0,2	1,2±0,1	2,1±0,1	1,2±0,0	0,8±0,0	0,3±0,0
2	2	0,9±0,1	0,5±0,0	2,4±0,3	1,4±0,03	2,2±0,4	1,1±0,7
2	5	Отм.	Отм.	2,7±0,1	1,0±0,0	1,8±0,1	1,0±0,05
2	11	Отм.	Отм.	2,8±0,5	1,0±0,05	2,0±0,2	1,2±0,06
2	12	0,8±0,0	0,4±0,1	3,1±0,3	2,1±0,07	2,0±0,06	1,1±0,04
3	3	Отм.	Отм.	2,8±0,2	0,8±0,1	2,9±0,2	1,4±0,1
3	6	Отм.	Отм.	2,6±0,1	1,2±0,06	3,1±0,2	1,2±0,1
3	13	Отм.	Отм.	2,2±0,2	1,0±0,01	3,3±0,2	1,2±0,1
<i>R. iremelica</i>							
2	1	Отм.	Отм.	1,8±0,06	0,9±0,1	2,5±0,1	1,0±0,02
2	12	0,6±0,1	0,4±0,0	2,7±0,2	0,9±0,3	2,0±0,07	1,0±0,06
2	13	Отм.	Отм.	2,4±0,2	1,1±0,08	1,8±0,4	0,7±0,1

Примечание. Отм. – отмирание ассимиляционных побегов и корней.

Примечание. Отм. – отмирание ассимиляционных побегов и корней.

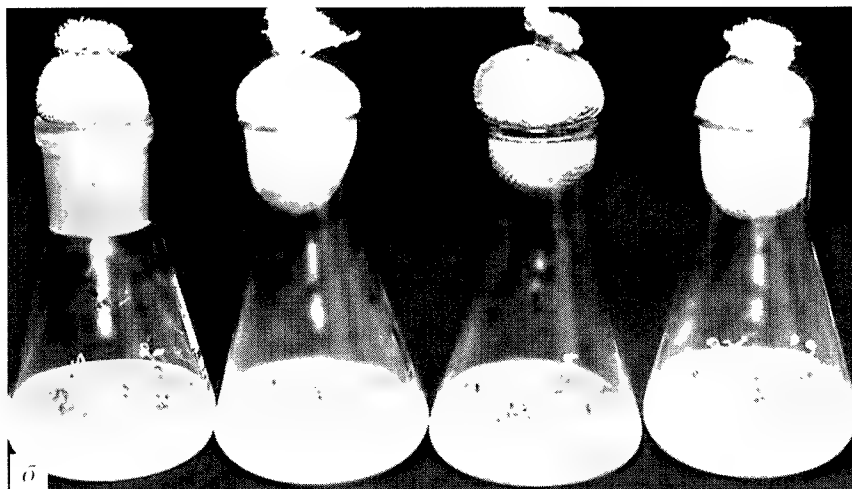
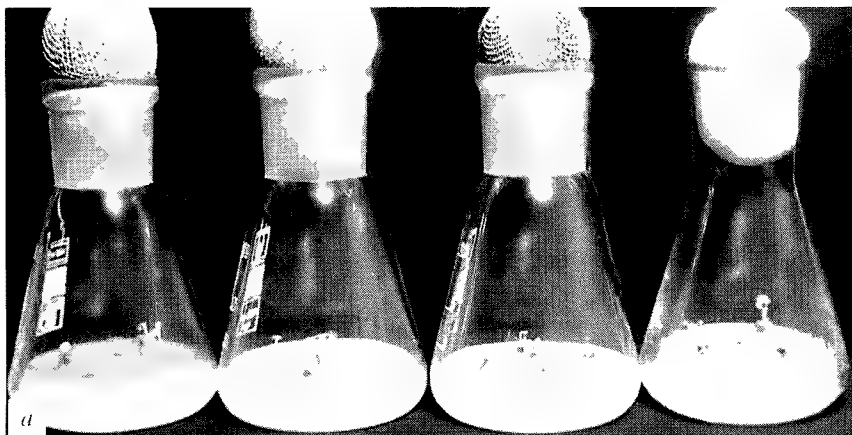


Рис. 66. Культивирование *R. rosea* (а) и *R. iremelica* (б) на питательной среде W, содержащей фоновые добавки

1 – БАП в концентрации 0,2 мг/л; 2 – БАП в концентрации 0,2 мг/л + ИУК в концентрации 0,1 мг/л; 3 – БАП в концентрации 0,1 мг/л + ИУК в концентрации 0,05 мг/л; 4 – контроль, безгормональная питательная среда

Номера ценопопуляций *R. rosea* и *R. iremelica* различных экотипов (табл. 33) соответствуют номерам ценопопуляций, представленным в табл. 1 и 2. Экспланты растений *R. rosea* первого экотипа (переувлажненные места обитания, ценопопуляции 1, 4 и 10) интенсивно растут на жидкой питательной среде, не содержащей агара; 48% эксплантов растений второго

экотипа (умеренно увлажненные места произрастания, ценопопуляции 2, 5, 11 и 12) и 91% эксплантов растений *R. rosea* третьего экотипа (недостаточно увлажненные места обитания, ценопопуляции 3, 6 и 13) на жидкой питательной среде задерживают рост и не образуют корней.

Экспланты растений *R. iremelica* второго экотипа умеренно увлажненных мест обитания (ценопопуляции 1, 12 и 13) имеют хорошие ростовые показатели на твердых питательных средах. На жидкой питательной среде экспланты второго экотипа задерживают рост и не образуют корней. Оптимальным содержанием агара в питательной среде для культивирования растений первого экотипа является 0% (жидкая среда), для растений второго экотипа – 0,45, для растений третьего экотипа – 0,65%. На твердых агаризированных питательных средах все исследуемые образцы растений *R. rosea* и *R. iremelica* второго и третьего экотипов имеют хорошо развитые надземные и подземные органы.

13.2.2. Морфогенетические потенции различных органов прегенеративных растений, изолированных тканей и влияние на них гормональных факторов питательной среды

Результаты исследования морфогенетических потенций различных органов прегенеративных растений и изолированных почек *R. rosea* и *R. iremelica* на фоне разных гормональных факторов представлены в виде схемы на рис. 67. Для изучения влияния гормональных факторов на морфогенез использовано 64 варианта питательных сред по прописи MS, содержащих различные концентрации и комбинации стимулирующих веществ. Наиболее значимые из них приводятся ниже.

Семена обоих видов, высаженные на безгормональную питательную среду MS, прорастают на 3–5-й день культивирования. Растения, культивируемые на этой питательной среде в течение месяца, образуют по 4–7 ассимиляционных побегов длиной 4–5 см (рис. 68). Почки, культивируемые на этой питательной среде, также формируют ассимиляционные побеги.

Сегменты вегетативных побегов и ассимиляционные листья, высаженные на среду MS, содержащую 0,2 мг/л БАП и 0,3 мг/л

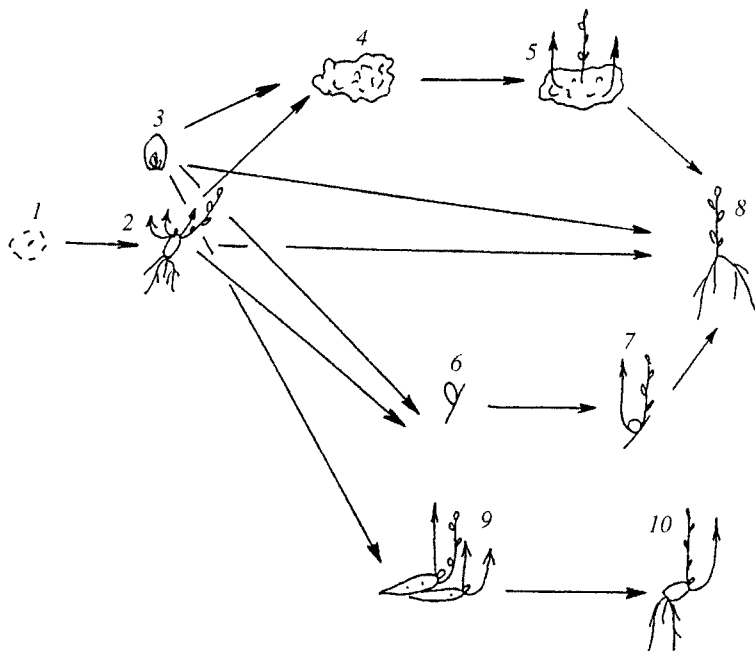


Рис. 67. Схема морфогенетических потенций изолированных почек и различных органов прегенеративных растений *R. rosea* и *R. iremelica* в условиях культуры *in vitro*

1 – семена, 2 – ювенильные или имматурные растения, 3 – изолированные почки, 4 – каллус (каллусогенез), 5 – регенерация ассимиляционных побегов (геммогенез), 6 – сегменты ассимиляционных побегов, 7 – сформировавшиеся ассимиляционные побеги в пазухах ассимиляционных листьев (геммогенез), 8 – укоренившиеся микрочеренки ассимиляционных побегов (ризогенез), 9 – сформировавшиеся ростовые побеги (геммогенез), 10 – укоренившиеся микрочеренки ростовых побегов (ризогенез)

кинетина, образуют от 1 до 4 ассимиляционных побегов в пазухах ассимиляционных листьев (рис. 69).

Культивирование семядолей, черешков первых листьев и ассимиляционных листьев на питательной среде MS, дополненной 2,4-Д и БАП в концентрациях 2 мг/л, приводит к формированию плотного каллуса зеленого цвета (рис. 70). Культивирование перечисленных эксплантов на среде, содержащей НУК в концентрации 1 мг/л, способствует формированию морфогенного каллуса (рис. 71). Последующее пассирование этого каллуса на среде MS, дополненной БАП в концентрации 0,5 мг/л и НУК – 0,1 мг/л, приводит к регенерации множественных ассимиляционных побегов (рис. 72).



Рис. 68. Имматурные растения *R. rosea* (а) и *R. iremelica* (б) в условиях культуры *in vitro* на безгормональной питательной среде MS
Возраст растений 1,5 мес

Для укоренения ассимиляционных листьев и побегов использовали питательную среду MS, содержащую 0,03–0,05 мг/л ИУК или 0,03–0,05 мг/л ИМК (рис. 73).

Для особей *R. rosea* и *R. iremelica* характерны почки возобновления двух типов: смешанных и вегетативных (см. гл. 12.1). При использовании в качестве эксплантов вегетативных почек из них формируются лишь ассимиляционные побеги, которые, несмотря на укоренение, корневищ не образуют. Почки смешанного типа дают начало ростовым и ассимиляционным побегам. Поэтому при размножении *in vitro* *R. rosea* и *R. iremelica* можно использовать лишь почки смешанного типа.

Почки, изолированные с растений в осенний период, характеризуются, по данным иммуноферментного анализа (гл. 12.1), высоким содержанием фитогормонов, причем содержание цитокининов в 15–25 раз превышает таковое ауксинов. При эксплантировании в культуру *in vitro* почки, очевидно, нуждаются в низких



Рис. 69. Мультиплицированные ассимиляционные побеги *R. iremelica* на сегментах ассимиляционных побегов, культивируемых на питательной среде MS, содержащей 0,2 мг/л БАП и 0,3 мг/л кинетин

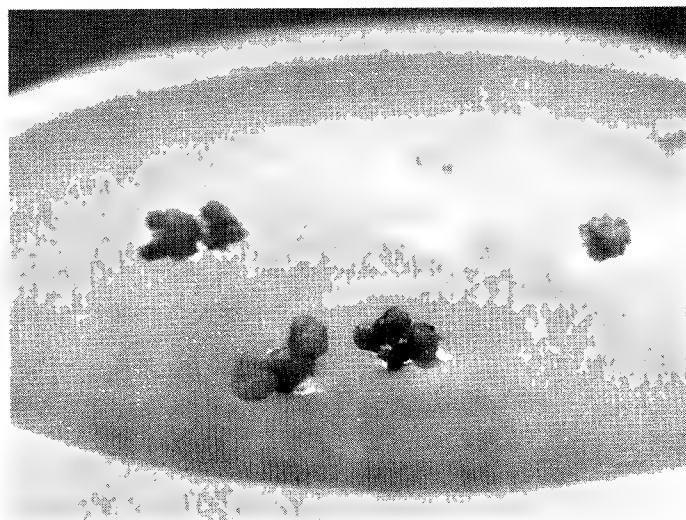


Рис. 70. Плотный каллус *R. iremelica* на питательной среде MS, дополненной 2,4-Д и БАП в концентрациях 2 мг/л



Рис. 71. Морфогенный каллус *R. iremelica* на питательной среде MS, дополненной БАП в концентрации 0,1 мг/л и НУК в концентрации 1,0 мг/л

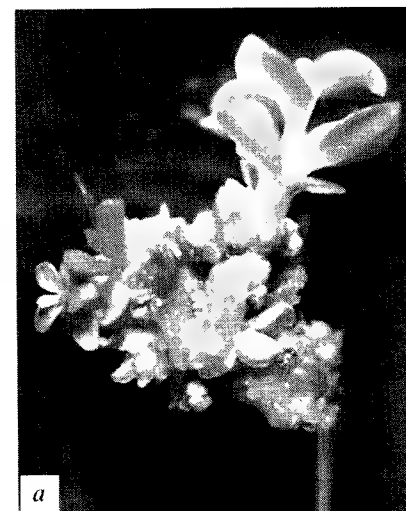


Рис. 72. Регенерация ассимиляционных побегов из каллуса *R. rosea* (а) и *R. iremelica* (б) на питательной среде MS, дополненной БАП в концентрации 0,1 мг/л и НУК в концентрации 0,5 мг/л

Индукция ростовых побегов у эксплантов *R. rosea*
и *R. iremelica* на питательной среде Мурасиге
и Скуга, содержащей разные гормональные факторы

Вещество гормональной природы (доза, мг/л)	Число эксплантов, способных к органогенезу, %			
	прегенеративных растений		генеративных растений	
	<i>R. rosea</i>	<i>R. iremelica</i>	<i>R. rosea</i>	<i>R. iremelica</i>
БАП (0,1)	9,6	12,7	3,1	8,2
БАП (0,2)	15,8	12,1	18,0	3,0
БАП (0,3)	14,3	2,1	5,9	0
БАП (0,4)	8,3	0	5,0	0
БАП (0,1) + ИУК (0,05)	54,5	75,8	38,3	56,1
БАП (0,2) + ИУК (0,10)	71,4	63,4	52,7	42,1
БАП (0,5) + ИУК (0,25)	23,2	10,1	21,9	8,0
БАП (1,0) + ИУК (0,50)	11,3	3,6	5,8	0

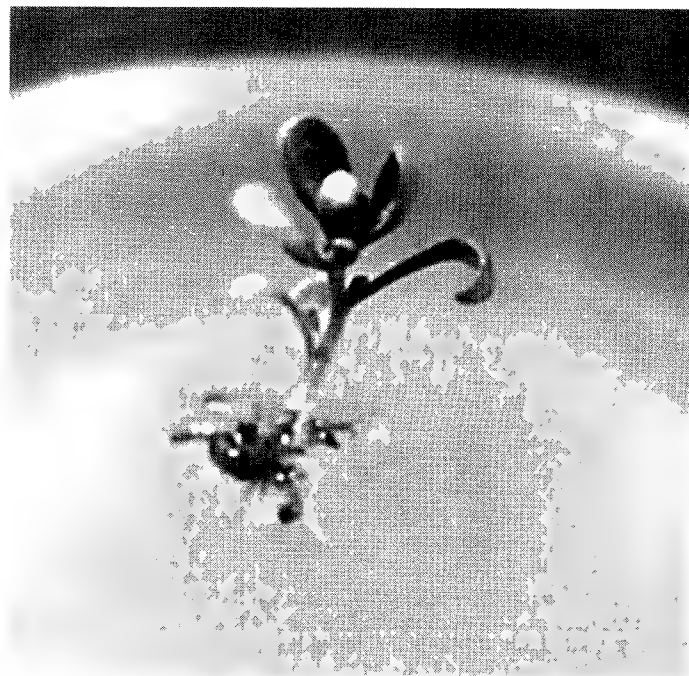


Рис. 73. Укорененный ассимиляционный побег *R. iremelica* на питательной среде MS, дополненной ИМК в концентрации 0,05 мг/л

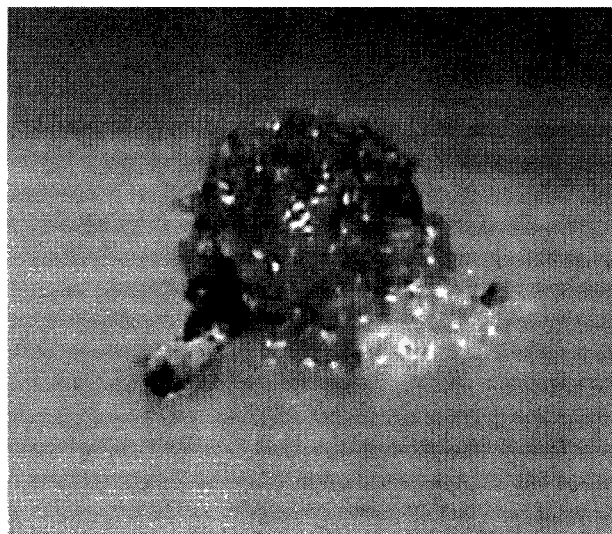
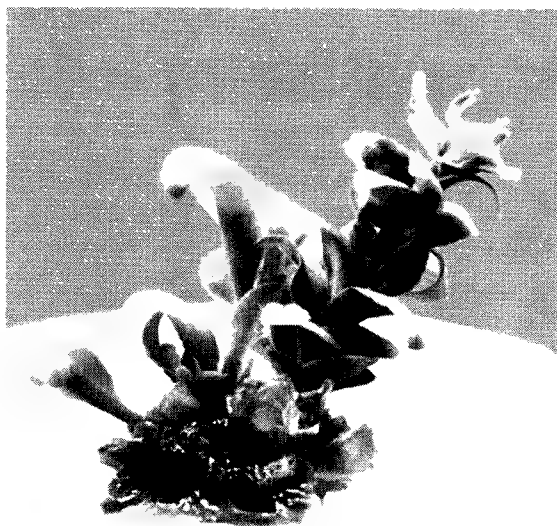


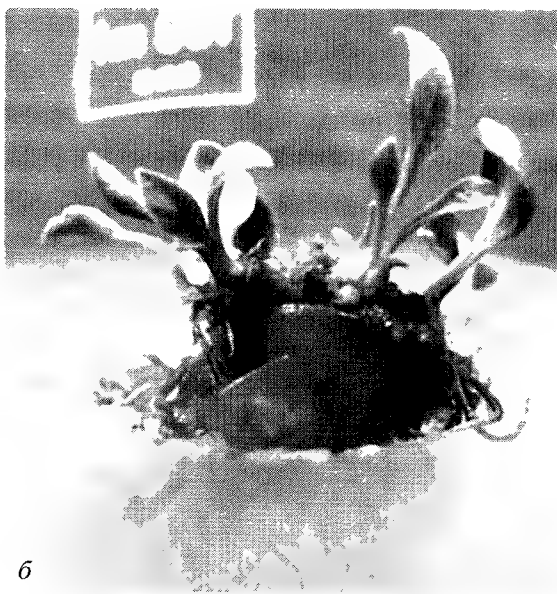
Рис. 74. Рыхлый каллус *R. iremelica* на питательной среде MS, дополненной ИУК в концентрации 0,2 мг/л

концентрациях гормональных факторов питательной среды. Так, культивирование почек *R. rosea* и *R. iremelica* на питательной среде MS, обогащенной 0,1–0,2 мг/л ИУК, в 86% случаев приводит к формированию рыхлого, быстропролиферирующего каллуса серого цвета (рис. 74). При субкультивированиях этот каллус легко рассыпается и благодаря этому удобен для получения суспензионной культуры. Низкие концентрации БАП (0,1–0,2 мг/л) + ИУК (0,05–0,1 мг/л) стимулируют образование ростовых и ассимиляционных побегов на эксплантах. Использование лишь БАП (0,1–0,3 мг/л) приводит к слабой индукции ростовых побегов и частичной оводненности эксплантов (табл. 34). Высокие концентрации БАП (0,4–1,0 мг/л) приводят к формированию измененных по габитусу растений, отличающихся появлением листовых черешков у ассимиляционных листьев (рис. 75), и не вызывают индукцию ростовых побегов на эксплантах (см. табл. 34).

Для индукции ростовых и ассимиляционных побегов необходимы низкие концентрации гормональных факторов, причем содержание цитокининов в 2 раза должно превышать таковое ауксинов. Оптимальной для индукции ростовых побегов на эксплантах *R. rosea* является среда MS, дополненная БАП в концентрациях 0,2 мг/л и ИУК в концентрациях 0,1 мг/л, *R. iremelica* – БАП в концентрациях 0,1 мг/л и ИУК в концентрациях 0,05 мг/л

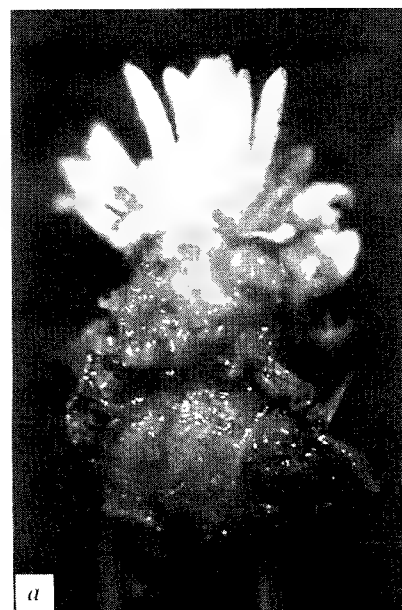


a

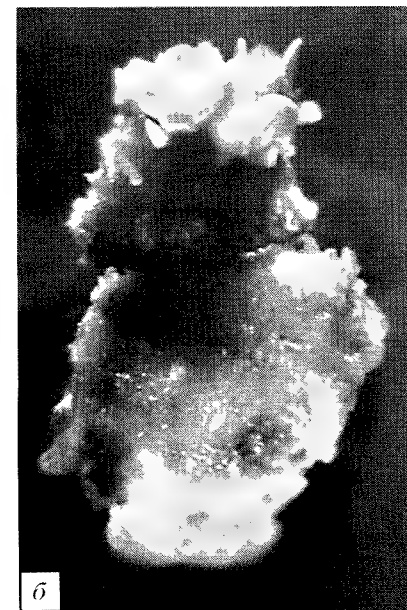


б

Рис. 75. Морфозы *R. rosea* (*a*) и *R. iremelica* (*б*) на питательной среде MS, дополненной БАП в концентрации 1,0 мг/л



a



б

Рис. 76. Мультипликация ростовых побегов и вегетативных почек *R. rosea* (*a*) и *R. iremelica* (*б*), возникших при трех последовательных субкультивированиях. Четко видны поперечные срезы корневищ

(рис. 76). На этих питательных средах одновременно закладываются от 3 до 5 меристематических участков, которые хорошо просматриваются на гистологическом препарате. В дальнейшем из этих меристематических участков развиваются ростовые побеги (рис. 77). Дальнейшее увеличение концентрации БАП и ИУК действует угнетающе на процесс индукции ростовых побегов (см. табл. 34).

Немаловажное значение имеет возрастное состояние растений, с которых изолировали экспланты. Эксплантов регенеративных растений *R. rosea* и *R. iremelica*, показавших индукцию ростовых побегов, в 1,5–2 раза больше, чем эксплантов генеративных растений (см. табл. 34).

Статистическая обработка результатов показала, что различия в индукции ростовых побегов *R. rosea* на среде MS, содержащей БАП и БАП + ИУК, достоверны, за исключением двух вариантов: БАП (0,3 мг/л) и БАП (0,4 мг/л); БАП (0,4 мг/л) и БАП (0,5) + ИУК (0,25 мг/л). Статистическая обработка данных по индукции ростовых побегов *R. iremelica* на питательной среде MS, дополненной БАП и БАП + ИУК, показала, что различия досто-

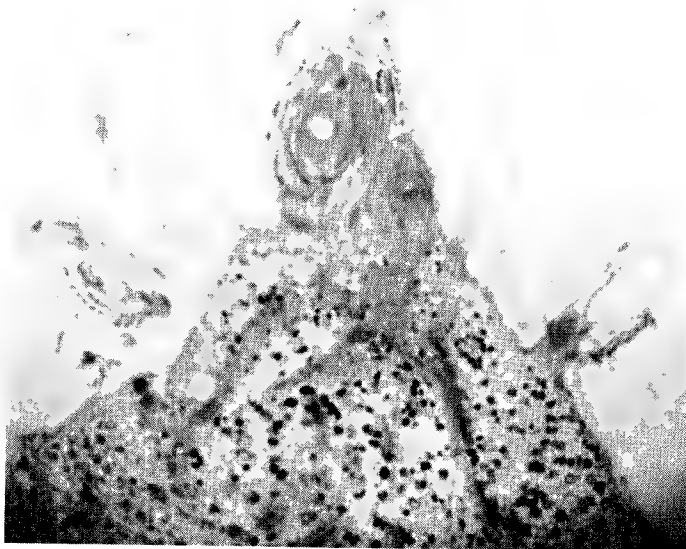
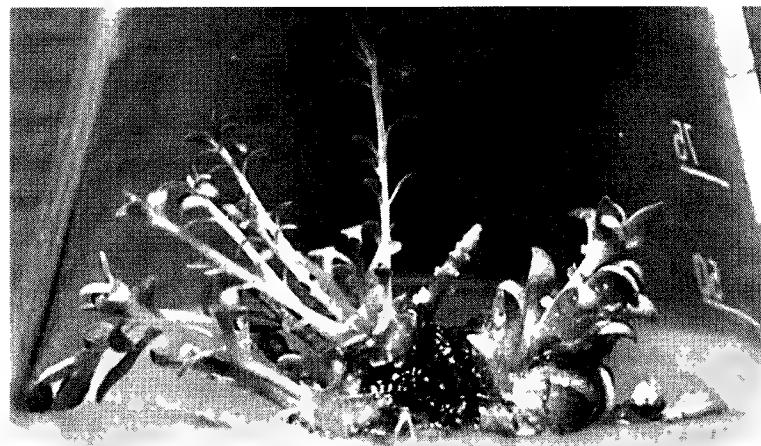


Рис. 77. Ростовые побеги, сформированные на экспланте *R. rosea*, культивируемом на питательной среде MS, дополненной БАП в концентрации 0,2 мг/л и ИУК в концентрации 0,1 мг/л

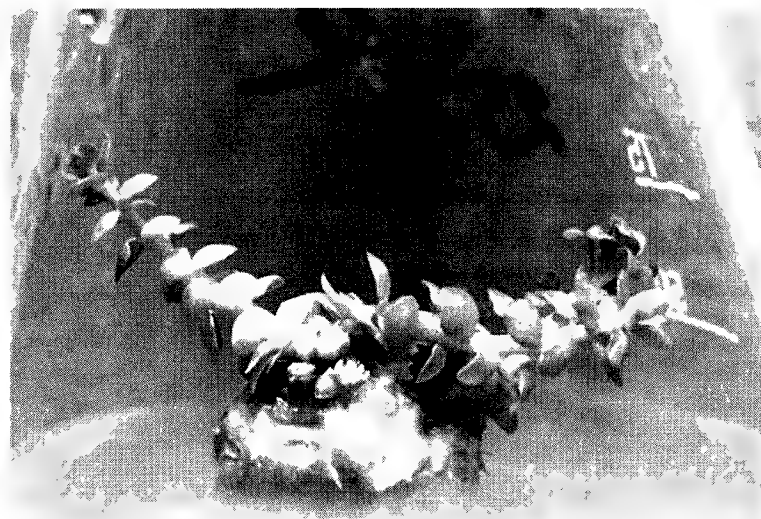
верны на 5%- и 1%-ном уровнях значимости. Лишь в варианте опыта БАП (0,4 мг/л) с контролем различия недостоверны. Сравнивая условия для индукции ростовых побегов *R. rosea* и *R. iredelia* на питательной среде MS, содержащей БАП и БАП + ИУК, необходимо отметить, что различия достоверны, кроме первого варианта опыта (контроль *R. rosea* и контроль *R. iredelia*). Различия достоверны на 5%- и 1%-ном уровнях значимости.

Для отрастания ростовых и ассимиляционных побегов использовали безгормональную питательную среду по прописи MS (рис. 78). После этого экспланты делили на микрочеренки ростовых побегов, имеющих 1–2 ассимиляционных побега (рис. 79). Часть микрочеренков укореняли, а часть вновь переносили на среду мультипликации побегов.

При использовании в качестве эксплантов почек смешанного типа, изолированных от генеративных особей *R. rosea* и *R. iredelia*, морфогенез может проходить по двум направлениям: 1) ветв-



а



б

Рис. 78. Микрочеренки ростового побега *R. rosea* (а) и *R. iredelia* (б) после отрастания ассимиляционных побегов и культивируемые на безгормональной питательной среде MS



Рис. 79. Микрочеренки ростового побега *R. iremelica*, несущие несколько ассимиляционных побегов после разделения на фрагменты и используемые для последующего субкультивирования

ление корневища (геммогенез) (рис. 80, а); 2) формирование из тканей экспланта одновременно 4–5 растений-регенерантов, имеющих одновременно побеговые и корневые системы (гемморизогенез) (рис. 80, б).

Размножение ветвлением корневища включает несколько этапов: получение микрочеренков ростовых побегов, несущих несколько ассимиляционных побегов, и последующее укоренение микрочеренков с получением растений-регенерантов. Второй тип морфогенеза наблюдается непосредственно из тканей эксплантов или из тканей микрочеренка ростового побега при длительном субкультивировании. При этом некротизируется эксплант и формируются растения-регенеранты, идентичные по габитусу ювенильным растениям, имеющим корневище, главный корень и 3–4 ассимиляционных побега (рис. 81).

Таким образом, для *R. rosea* и *R. iremelica* в культуре *in vitro* характерны следующие типы морфогенеза: а) каллусогенез, б) ризогенез, в) геммогенез, г) гемморизогенез. Каллусогенез связан с пролиферацией разных типов каллусов: рыхлого, перспективного для клеточной суспензии, морфогенного для последующей регенерации из него побегов и плотного. Ризогенез связан с укоренением ассимиляционных и ростовых побегов. Геммогенез связан с активацией пазушных меристем ассимиляционных

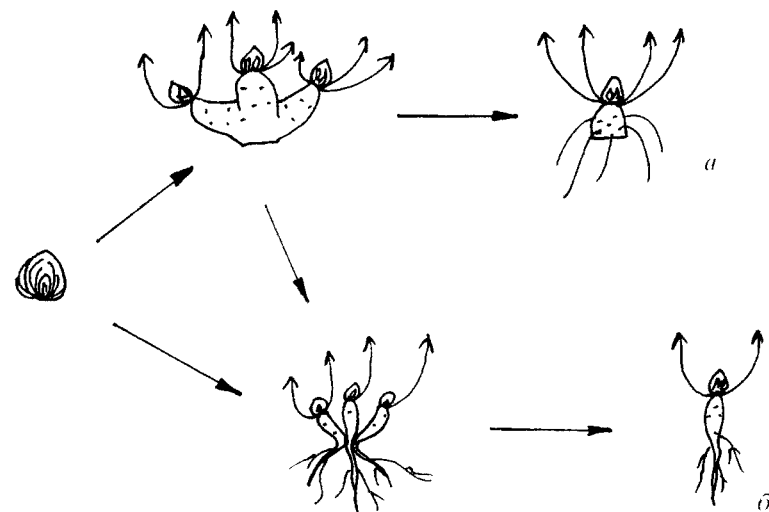


Рис. 80. Типы морфогенеза *R. rosea* и *R. iremelica* в культуре *in vitro*
а - геммогенез, б - гемморизогенез



Рис. 81. Растения-регенеранты *R. rosea* (а) и *R. iremelica* (б), образовавшиеся в результате гемморизогенеза в культуре *in vitro*

**Характеристика надземных и подземных органов
имматурных растений *R. rosea* (1) и *R. iremelica* (2),
культивируемых на разных питательных средах**

Питательная среда культиви- рования	Длина, см				Число ассимиляцион- ных побегов на рас- тении, шт.	
	надземных органов		подземных органов			
	1	2	1	2	1	2
МС (конт- роль)	4,6±0,6	3,6±0,4	3,5±0,5	3,0±0,1	6,0±0,6	3,9±0,2
МС + 5%-ный экстракт	6,2±0,1	5,1±0,1	4,1±0,2	4,8±0,1	8,5±0,1	5,7±0,5
МС + 10%-ный экстракт	1,3±0,3	Отм.	Отм.	Отм.	1,1±0,4	Отм.
Пр и м е ч а н и е. Отм. – отмирание надземных и подземных органов.						

побегов и пазушных меристем ростовых побегов. При геммори-зогенезе формируются растения-регенеранты, имеющие побего-вые и подземные системы.

Наиболее эффективный способ клонального микроразмно-жения *R. rosea* и *R. iremelica* – это активация пазушных меристем ростовых побегов.

R. rosea и *R. iremelica* в условиях *in vitro* также проявляют признаки S-стратега. Даже при оптимальных соотношениях трофических, физических и гормональных факторов пита-тельной среды в условиях культуры тканей виды характеризу-ются пониженной ростовой активностью – низким коэффици-ентом мультипликации побегов. В течение года от одного экс-планта можно получить около ста растений-регенерантов, а размножение видов *in vitro* возможно только с помощью одно-го приема культивирования – активацией пазушных меристем ростовых побегов. В случае неудачного подбора питательных сред экспланты *R. rosea* и *R. iremelica* полностью прекращают ростовые процессы, отмирают ассимиляционные побеги и корни, однако сохраняются почки возобновления на ростовых побегах.

13.3. Влияние экстрактов *Rhodiola rosea* на ростовые процессы *R. rosea* и *R. iremelica* в условиях *in vitro* и *in vivo*

На различных тканях и органах животных и человека по-казано, что экстракт *R. rosea* обладает стимулирующим свой-ством [Саратиков, Краснов, 2004]. Нами проведены исследова-ния, позволяющие изучить влияние входящих в состав пита-тельных сред экстрактов *R. rosea* на морфогенетические по-тенции *in vitro* растений – эксплантов *R. rosea* и *R. iremelica* [Ишмуратова, 2002б].

Результаты влияния экстрактов корневищ *R. rosea* на рост надземных и подземных органов прегенеративных растений *R. rosea* и *R. iremelica* представлены в табл. 35.

Низкие концентрации экстрактов корневищ (5%), вводимых в состав питательных сред, стимулируют морфогенетические процессы *R. rosea* и *R. iremelica*. При использовании такой кон-центрации экстрактов число побегов в 1,4–1,5 раз превышает их число в контроле при большей длине надземных и подземных ор-ганов.

При увеличении концентрации экстракта корневищ (10%) на-блюдала задержку роста растений обоих видов. Через месяц культивирования экспланты *R. rosea* оставались в таком же со-стоянии, как и в начале эксперимента, образовавшиеся корни не-кротизировали. При последующих субкультивированиях расте-ния не были жизнеспособными. Для *R. iremelica* наблюдали пол-ное разрушение тканей корневища, что приводило к отмиранию ассимиляционных побегов и корней.

Исследованные виды являются стресс-толерантами и ха-рактеризуются медленными темпами роста и развития. Так, для контрольных растений коэффициент мультипликации росто-вых побегов в течение месяца культивирования равен 1. На фоне низких концентраций экстрактов число ростовых побе-гов на растении увеличивается от 3 до 6. Каждое из этих расте-ний-регенерантов можно поделить на 3–6 самостоятельных растений для дальнейшего субкультивирования или пересадки в грунт.

Вероятно, что в случае использования 5%-ного экстракта *R. rosea* ростстимулирующее воздействие оказывают в первую очередь фитогормоны, а также невысокие концентрации салид-розида и таких антиоксидантов, как тирозол, галловая кислота и метилгаллат (гл. 17, 18). По-видимому, в средах с высоким содер-жанием экстрактов ингибирующее воздействие на морфогенети-ческие процессы оказывают в большей степени фенольные со-

единения, в том числе высокая концентрация салидрозида и других антиоксидантов (гл. 17).

Различное действие экстрактов *R. rosea* на жизненность растений в условиях *in vitro* можно объяснить бифункциональными свойствами салидрозида (гл. 16 и 17). Салидрозид, как будет показано ниже, являясь слабым антиоксидантом, проявляет себя как ингибитор или инициатор окислительных процессов. Проявление того или иного свойства зависит от концентрации салидрозида в реакционной среде.

Интересен тот факт, что в естественных местах обитания возобновление *R. rosea* и *R. iremlica* не происходит на субстратах, содержащих отмершие ткани самих растений, поскольку в отмерших тканях высокое содержание салидрозида. Длительность сохранения салидрозида объясняется тем, что вещество устойчиво к действию физических факторов среды – температуре и влажности (гл. 17).

В литературе также имеются сведения и о аллелопатических действиях корневых выделений *R. rosea*, обладающих стимулирующим эффектом [Котелина, Фролов, 1997].

Таким образом, можно рекомендовать к использованию в качестве добавок к питательным средам для культивирования представителей рода *Rhodiola* только низкие концентрации экстрактов *R. rosea*, обладающих ростстимулирующей активностью.

13.4. Укоренение размноженных побегов

R. rosea и *R. iremlica* – легко укореняемые виды в условиях культуры *in vitro*. Микрочеренки ростовых побегов, несущих 1–2 ассимиляционных побега, укоренялись и на питательной среде мультимпликации побегов и на безгормональной питательной среде удлинения побегов (рис. 82). По-видимому, проявляются внутренние механизмы регуляции процесса укоренения, выработанные этими видами в процессе эволюции, – в природе при возникновении соответствующих условий ростовые побеги способны быстро укореняться.

Результаты кариологического анализа свидетельствуют, что полученные в культуре *in vitro* растения-регенеранты *R. rosea* и *R. iremlica* не отличались от исходных родительских особей.



Рис. 82. Укорененные микрочеренки ростовых побегов *R. iremlica*

13.5. Подготовка растений-регенерантов к высадке в почвенный субстрат

Наиболее трудным этапом работы в условиях культуры *in vitro* является перевод растений-регенерантов из асептических в почвенные условия культивирования. При этом растения-регенеранты претерпевают стрессовое состояние, связанное с изменением влажности воздуха и средой культивирования. В работе использованы пять вариантов почвенных субстратов, состоящих из вермикулита, дерновой почвы, песка, торфа и перегноя. В табл. 36 приведены составы почвенных смесей и результаты приживаемости растений-регенерантов *R. rosea* и *R. iremlica* при культивировании их в различных почвенных субстратах.

Культивирование регенерантов двух видов в почвенных субстратах № 2, 3 и 4 приводит к большей гибели растений. По-видимому, это связано с плохой аэрацией почвенных субстратов. Высокий процент приживаемости растений-регенерантов достигнут при культивировании их в вермикулите и почвенном субстрате № 5, состоящем из дерновой почвы, перегноя и вермику-

Таблица 36

**Приживаемость растений-регенерантов *R. rosea*
и *R. iremelica* в почвенных субстратах**

Номер субстрата	Состав почвенных субстратов (соотношение компонентов)	Приживаемость растений-регенерантов, %	
		<i>R. rosea</i>	<i>R. iremelica</i>
1	Вермикулит	95,0	97,0
2	Дерновая почва–песок (1 : 1)	10,0	8,5
3	Торф–песок (1 : 1)	36,0	41,0
4	Дерновая почва–торф–песок (1 : 1 : 1)	31,0	25,8
5	Дерновая почва–перегной–вермикулит (1 : 1 : 1)	72,0	81,0

лита в соотношении 1 : 1 : 1. Хороших результатов удалось достичь благодаря подобранной схеме перевода растений-регенерантов из асептических в почвенные условия культивирования: вначале регенеранты высаживают из асептических условий в вермикулит, в камеры с повышенной влажностью воздуха (85–90%), где выдерживают их в течение 12–14 дней. После акклиматизации регенеранты пересаживают в субстрат № 5, где они растут до высадки в открытый грунт (рис. 83).

13.6. Выращивание растений-регенерантов в открытом грунте

На протяжении 5 лет велись наблюдения за растениями-регенерантами *R. rosea* и *R. iremelica* в условиях открытого грунта. Результаты исследования представлены в табл. 27, а также на рис. 40–42. Растения-регенеранты *R. rosea* уступают регенерантам *R. iremelica* по темпам развития и массе подземных органов, но превосходят их по числу почек возобновления.

Масса сырья (корневища и корни) растений-регенерантов *R. rosea* и *R. iremelica*, полученных методом культуры тканей, равна массе одновозрастных растений, выращенных из семян в открытом грунте, а по темпам развития регенеранты опережают их на протяжении всех лет вегетации. Для растений-регенерантов характерно быстрое вступление в виргинильное и молодое генеративное состояние на 1-м году жизни.

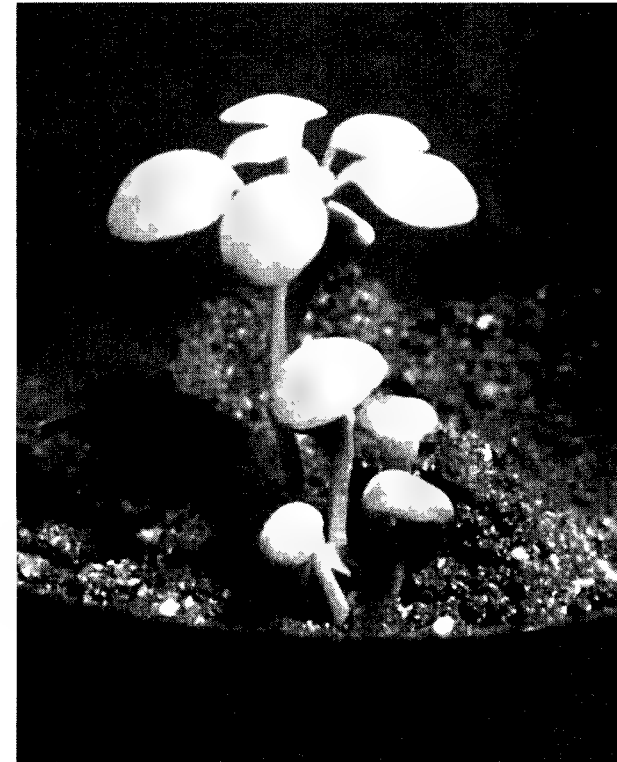


Рис. 83. Адаптированные растения-регенеранты *R. iremelica* в почвенном субстрате № 5, состоящем из дерновой почвы, перегноя и вермикулита в соотношении 1 : 1 : 1

Разработанный способ клонального микроразмножения *R. rosea* и *R. iremelica* может быть использован для ускоренного получения посадочного материала этих видов с перспективой их интродукции и реинтродукции.

13.7. Сходства и различия онтогенеза в культуре *in vitro* и *in vivo*

Культивирование *R. rosea* и *R. iremelica* *in vitro* позволило нам проследить особенности начальных этапов онтогенеза этих видов в условиях культуры тканей. В условиях *in vitro* наблюдается быстрое прохождение этапов онтогенеза и некоторые изменения в морфогенезе надземных и подземных органов растений. Происходит редукция некоторых онтогенетиче-

Таблица 37

**Отличительные признаки особей *R. rosea*
и *R. iremelica* разных возрастных состояний,
культивируемых *in vitro* и *in vivo***

Условия выращи- вания	Возрастные состояния, их длительность	
	проростки	ювенильное
При интродукции (<i>in vivo</i>)	Семядоли, гипокотиль, укороченный осевой побег, главный корешок, зародышевые листья (4 шт.); 90–120 дней	Ассимиляционные побеги; однолетние особи – наличие 1–2 ассимиляционных побегов, двухлетние – листья двух формаций; от 50 дней до 1 года
<i>in vitro</i>	Аналогично <i>in vivo</i> ; 7–10 дней	Ассимиляционные побеги (2–4 шт.); 30–50 дней

ских признаков различных возрастных состояний растений или наложение признаков одного возрастного состояния на другое. Отличительные признаки онтогенетических состояний в условиях культуры *in vitro* и *in vivo* представлены в табл. 37.

Ход онтогенеза *R. rosea* и *R. iremelica* *in vitro* и *in vivo* аналогичен. Проростки в условиях *in vitro* и *in vivo* не различаются между собой. Однако семядоли могут сохраняться до имматурного состояния, а зародышевые листья – до виргинильного. В культуре *in vivo* для ювенильных особей *R. rosea* и *R. iremelica* характерно наличие листьев низовой и срединной формаций. У ювенильных особей в культуре *in vitro* отсутствуют видимые отличия между листьями низовой и срединной формаций. При этом чешуевидные листья не формируются. Еще один отличительный признак ювенильного состояния в культуре *in vitro* – отсутствие ветвления стержневого корня до корней второго порядка и наличие множественных придаточных корней. Формируется мочковатая корневая система. Такой тип корневой системы у *R. rosea* и *R. iremelica* сохраняется и в последующих возрастных состояниях.

У имматурных особей *R. rosea* и *R. iremelica* в культуре *in vivo* край пластинки листа становится зубчатым. В культуре *in vitro* у этих видов край листовой пластинки всегда цельный. Число ассимиляционных побегов у *R. rosea* и *R. iremelica* *in vitro* более 4, в то

Возрастные состояния, их длительность		
имматурное	виргинильное	молодое генеративное
Пластинка листа срединной формации по краю зубчатая; от 90 дней до 1 года	Осевой побег, ветвление ростового побега (корневища); от 1 года и более	Наличие листьев трех формаций, соцветий; начинают вступать со второго-третьего года
Более четырех ассимиляционных побегов; 30–50 дней	Ветвление ростового побега (корневища); 30–50 дней	Наличие соцветий; начинают вступать на 140-й день

время как у имматурных особей при культивировании *in vivo* их менее 4.

Виргинильное состояние у особей обоих видов в условиях *in vitro* аналогично и определяется по ветвлению корневища (рис. 37). Форма пластинки листа срединной формации меняется

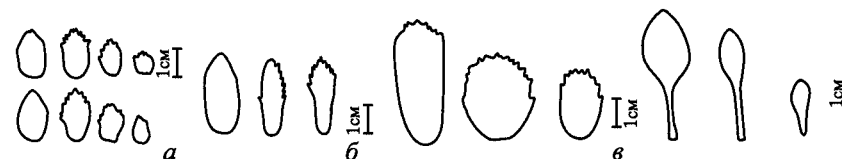


Рис. 84. Изменчивость формы пластинки листа срединной формации *R. iremelica*

В естественных местах обитания: а – в горно-тундровых экотопах, б – в горно-степных экотопах; в – при интродукции, г – в культуре *in vitro*

в зависимости от условий обитания от округлой, овальной (в горно-тундровых экотопах) до эллиптической и ланцетовидной (в горно-скальных и горно-степных экотопах). В культуре форма листа сохраняется, размеры увеличиваются в 2–3 раза. В условиях *in vitro* формируются листья с оттянутым основанием пластинки листа или ложночерешковые (рис. 84).

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА СЫРЬЯ ДИКОРАСТУЩИХ РАСТЕНИЙ И РАСТЕНИЙ-РЕГЕНЕРАНТОВ *RHODIOLA ROSEA* И *RHODIOLA IREMELICA*

14.1. Химический состав

В соответствии с “Государственной фармакопеей”, ст. 75 [1990], сырье *R. rosea* характеризуется следующими числовыми показателями: содержание розавина – не менее 1,0%, салидрозида – не менее 0,8%, потеря в массе при высушивании – не более 13%, золы общей – не более 9%, других частей растения (листьев, стеблей, в том числе отделенных при анализе) – не более 4%, органической примеси – не более 1%, минеральной примеси – не более 3%.

Содержание биологически активных веществ в сырье *R. rosea* и *R. iremelica* подробно обсуждалось в гл. 3 и поэтому здесь не приводится. Содержание фенольных соединений в сырье дикорастущих и интродуцированных растений *R. rosea* и *R. iremelica* обсуждается в гл. 15.

Сырье дикорастущих многолетних особей *R. rosea* представлено отрезками корневищ 2–5 см дл., 1–3,5 см шир. Корневище на изломе розовато-бурого цвета, горьковатого вкуса. Сырье (корневища с корнями) дикорастущих особей *R. rosea* и *R. iremelica* по морфологическим признакам однотипно. Отличить их можно по аромату: сырье *R. rosea* с сильным запахом розы, а корневища с корнями *R. iremelica* практически без этого запаха. В сырье дикорастущих особей обоих видов содержится от 4 до 10% корней. В сырье, полученном от интродуцированных растений и регенерантов *R. rosea* и *R. iremelica*, находится значительное количество придаточных корней – 45–55%. По морфологическим признакам сырье интродуцированных растений и регенерантов обоих видов соответствует сырью дикорастущих особей.

Химический анализ сырья дикорастущих особей *R. rosea* и *R. iremelica* и их регенерантов, выращенных в условиях открытого грунта в течение трех лет, представлен в табл. 38. Данные таблицы свидетельствуют, что дикорастущие виды отличаются по содержанию протеина, клетчатки и кальция. Сырье дикорастущей *R. rosea* превосходит таковую *R. iremelica* по содержанию протеина в 1,14 раз, клетчатки в 1,19 раз, но уступает по содержанию кальция в 4,3 раз. По содержанию фосфора и золы дикорастущие особи ис-

Химический состав сырья дикорастущих *R. rosea* и *R. iremelica* и их регенерантов, выращенных в открытом грунте

Вариант опыта	Протеин, %	Клетчатка, %	Зола, %	Кальций, г · экв	Фосфор, г · экв
<i>R. rosea</i> (ценопопуляция 10)	16,61	23,28	5,90	0,07	2,30
<i>R. rosea</i> (регенеранты)	9,78	14,94	7,28	4,32	2,32
<i>R. iremelica</i> (ценопопуляция 13)	14,54	19,46	5,75	0,30	2,07
<i>R. iremelica</i> (регенеранты)	14,30	19,34	6,31	0,91	2,34

следованных видов имеют незначительные различия. При интродукции содержание протеина и клетчатки в растениях уменьшается, а содержание золы, кальция и фосфора – увеличивается. Установлены межвидовые различия в характере накопления элементов у обоих видов при их интродукции. Сырье интродуцированных растений-регенерантов *R. rosea* отличается от растений естественных мест произрастания пониженным содержанием протеина в 1,7 раз, клетчатки – в 1,55 раз и повышенным содержанием золы в 1,23 раз, кальция – в 61 раз. Интродуцированные регенеранты *R. iremelica* близки дикорастущим растениям по содержанию протеина и клетчатки, но отличаются от них накоплением золы, кальция и фосфора. Регенеранты *R. rosea* содержат протеина в 1,46, клетчатки в 1,29 раз меньше, чем регенеранты *R. iremelica*, в то время как золы в 1,15 раз, а кальция в 4,74 раз больше. Отношение кальция/фосфор при интродукции увеличивается. Так, для дикорастущих особей оно составляет: *R. rosea* – 0,03, *R. iremelica* – 0,14, для регенерантов *R. rosea* – 1,18, регенерантов *R. iremelica* – 0,39.

По убыванию отношения кальция/фосфор исследованные образцы можно расположить в следующей последовательности: регенерант *R. rosea*, регенерант *R. iremelica*, дикорастущие особи *R. iremelica*, дикорастущие особи *R. rosea*. По убыванию содержания протеина и клетчатки эти образцы можно расположить в следующий ряд: дикорастущие особи *R. rosea*, дикорастущие особи *R. iremelica*, регенерант *R. iremelica*, регенерант *R. rosea*.

Таким образом, сырье растений-регенерантов *R. rosea* и *R. iremelica* по сравнению с сырьем дикорастущих особей этих видов характеризуется сниженным содержанием протеина и клетчатки и повышенным – кальция.

14.2. Первичные фармакологические эксперименты на животных

Для изучения стимулирующих свойств настоек, приготовленных из сырья дикорастущих *R. rosea* и *R. iremelica* и их регенерантов, полученных в культуре *in vitro* был использован тест “плавание мышей до полного утомления” [Ишмуратова, 1998б]. Установлено, что все перечисленные настойки увеличивают длительность плавания мышей по сравнению с контрольной группой животных (табл. 39). Длительность плавания мышей увеличивается в 2,3 раза на фоне настойки дикорастущей *R. rosea*, в 2,2 раза на фоне настойки растений-регенерантов *R. rosea*. Применение настойки сырья дикорастущей *R. iremelica* увеличивает длительность плавания экспериментальных животных в 1,5 раза, а таковой ее регенерантов – в 1,3 раза. Активность настойки дикорастущей *R. iremelica* в 1,5 раза уступает таковой настойки *R. rosea*. Активность препаратов дикорастущей *R. rosea* и ее регенерантов имеет незначительные различия. По убыванию стимулирующей активности исследованные настойки можно расположить в следующей последовательности: дикорастущая *R. rosea*, регенеранты *R. rosea*, дикорастущая *R. iremelica*, регенеранты *R. iremelica*. В всех вариантах, кроме настойки регенерантов *R. rosea*, различия достоверны по критерию Стьюдента ($P < 0,05$).

Длительное (в течение 10 дней) введение препаратов из сырья дикорастущих *R. rosea* и *R. iremelica* и их регенерантов половозрелым мышам приводит к их раннему половому созреванию. Так, в экспериментальной группе обнаружено половозрелых животных от 45 (настойки *R. iremelica* и ее регенерантов) до 60% (настойки *R. rosea* и ее регенерантов), в то время как в контрольной группе половозрелых животных не выявлено.

Таким образом, сырье растений-регенерантов *R. rosea* и *R. iremelica*, полученных в культуре *in vitro*, и сырье дикорастущей *R. iremelica* по сравнению с сырьем дикорастущей *R. rosea* обладает аналогичными, но более слабыми стимулирующими и гонадотропными свойствами. Эта разница может быть объяснена сменой почвенно-климатических условий обитания, возникших при интродукции, и разницей в возрасте интродуцированных и дикорастущих растений, используемых для получения сырья в наших опытах. Корневища и корни интродуцированных растений и растений-регенерантов можно рекомендовать к использованию в качестве дополнительного источника сырья для приготовления лечебных препаратов стимулирующего действия.

Таблица 39

Влияние спиртовых настоек сырья дикорастущих *R. rosea* и *R. iremelica* и их регенерантов, полученных методом культуры тканей, на продолжительность плавания мышей

Сырье для спиртовой настойки	Число животных в опыте, шт.	Среднее эффективное время плавания, мин
Контроль	10	9,53 ± 0,71
<i>R. rosea</i>		
дикорастущие особи	10	22,23 ± 0,86*
(ценопопуляция 10)		
растения-регенеранты	11	21,33 ± 0,90
<i>R. iremelica</i>		
дикорастущие особи	9	14,26 ± 0,57*
(ценопопуляция 13)		
растения-регенеранты	10	12,06 ± 0,69*

* Различия в сравнении с контролем статистически значимы ($P < 0,05$).

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ, АНТИОКСИДАНТНЫЕ И ФАРМАКОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА

Глава 15

АНТИОКСИДАНТНАЯ АКТИВНОСТЬ

Известно, что многие растения обладают антиоксидантной активностью [Запрометов, 1988; Максимов и др., 1985, 1990; Демидов, 1995]. О.Б. Максимов и др. [1985], изучавшие распространение антиоксидантов (АО) среди травянистых цветковых растений Приморского края, отмечают высокую антиоксидантную активность представителей сем. *Crassulaceae* (на примере видов *r. Sedum*). Антиоксидантные свойства отмечены и для препаратов *R. rosea* [Левина и др., 1989; Кричовская и др., 2001; Никитченко и др., 2002; Падалко и др., 2003; и др.].

Нами в соавторстве с Г.Г. Гарифуллиной и А.Я. Герчиковым [1998] проведена сравнительная характеристика антиоксидантной активности сырья дикорастущих и интродуцированных *R. rosea* и *R. iremelica*.

Спектральный анализ спиртовых растворов экстрагированных веществ в области длин волн 245–450 нм (рис. 85) свидетельствует о присутствии флавоноидов (максимальная длина волны 280 нм), являющихся природными ингибиторами. Наибольшим содержанием суммы фенольных соединений обладает сырье *R. rosea*. По возрастанию содержания фенольных соединений и флавоноидов все исследованные образцы можно расположить в следующей последовательности: интродуцированная *R. rosea*, дикорастущая *R. iremelica*, дикорастущая *R. rosea*.

При введении в окисляющий субстрат природных антиоксидантов, выделенных из сырья дикорастущих *R. iremelica* и *R. rosea* и интродуцированной *R. rosea*, и синтетического АО – 2,6-дигрет-

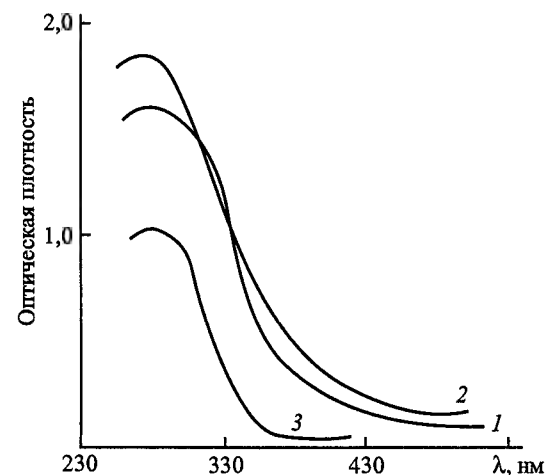


Рис. 85. Зависимость оптической плотности от длины волны для спиртовых экстрактов из сырья дикорастущей *R. rosea* (1), *R. iremelica* (2) и интродуцированной *R. rosea* (3)

бутил-4-метилфенола (ионола), используемого для сравнения ингибирующей активности, кинетические кривые поглощения кислорода приобретают вид, типичный для процессов ингибированного окисления: возникает период индукции в поглощении кислорода, зависящий от концентрации экстракта C_0 (рис. 86). Результаты эксперимента оценивали по величине периода индукции τ . Наблюдаемый на опыте период индукции связан с концентрацией АО известным соотношением [Денисов, 1976]:

$$\tau = f[\text{АО}]/v_i,$$

где τ – стехиометрический коэффициент ингибирования, $[\text{АО}]$ – концентрация антиоксиданта, v_i – скорость инициирования, имея в виду, что в качестве инициатора использовали известное соединение АИБН, $v_i = 1,7 \cdot 10^{-5}$ г/(л · с). При оценке содержания ингибирующих компонентов принимали $f = 2$ [Денисов, 1976], что характерно для фенольных соединений, входящих в состав экстрактов. Знание скорости инициирования в единицах моль/(л · с) и найденные значения τ позволяют рассчитать содержание ингибирующих компонентов экстракта в единицах моль/л, откуда при известном весовом содержании названных компонентов можно оценить среднюю молекулярную массу (M_m) ингибитора в изученных экстрактах: $M_m = \sum X_i M_i$, где X_i и M_i – мольная доля и молекулярная масса компонентов смеси соответственно. На основа-

Характеристики эффективности ингибирующего действия экстрактов из сырья *R. rosea* и *R. iremelica*

Экстракт	C_3 , г/л	$v_t \cdot 10^5$, М · с ⁻¹	τ , мин	$f[AO] \cdot 10^2$, г/л	[AO], % от массы экстракта	
					x	$x \pm Sx$
Из сырья дикорастущей <i>R. rosea</i> (ценопопуляция 10)	1,40	<10–2	36,5	3,70	1,32	1,50 ± 0,12
	1,70	<10–2	20,5	2,10	1,50	
	0,50	0,87	16,3	1,59	1,59	
	0,35	1,15	9,2	0,94	1,35	
	0,25	1,63	8,0	0,82	1,64	
Из сырья дикорастущей <i>R. iremelica</i> (ценопопуляция 13)	1,40	0,65	25,0	2,55	1,82	0,90 ± 0,09
	1,00	0,85	16,3	1,66	1,66	
	0,50	1,80	7,8	0,80	1,60	
	0,25	2,80	5,3	0,54	2,16	
Из сырья интродуцированной <i>R. rosea</i>	4,05	<10–2	25,0	2,55	0,63	0,30 ± 0,01
	3,00	0,74	18,0	1,84	0,61	
	2,05	1,10	12,0	1,22	0,60	
	1,00	1,90	5,8	0,59	0,59	
	0,25	4,60	2,2	0,22	–	
Из сырья интродуцированной <i>R. iremelica</i>	1,40	0,70	21,5	2,15	1,75	0,75 ± 0,05
	1,00	0,98	15,0	1,54	1,54	
	0,50	1,85	6,5	0,65	1,35	
	0,25	3,00	4,0	0,45	2,00	

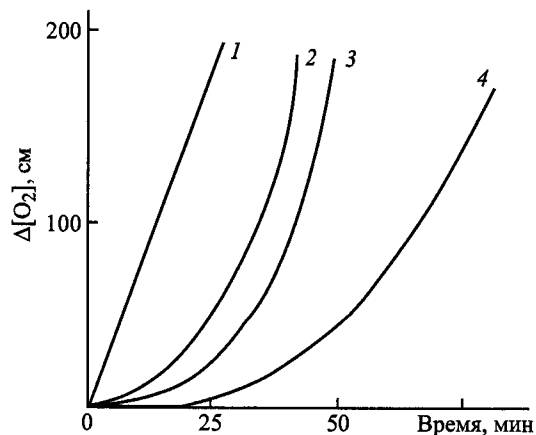


Рис. 86. Влияние добавок экстрактов из сырья дикорастущей *R. rosea* на инициированное окисление кумола в отсутствие (1) и в присутствии добавок (2–4). 333 °K, $v_i = 1,02 \cdot 10^{-7}$ М · с⁻¹

Масса добавленного экстракта ($\cdot 10^{-3}$), г: 2 – 1,0, 3 – 1,38, 4 – 2,75

нии измеренных значений скоростей окислительного процесса можно оценить эффективную константу скорости ингибирования изученными экстрактами, позволяющую дать количественную характеристику природного АО. Скорость поглощения кислорода при окислении органических соединений в присутствии АО в зависимости от его концентрации описывается уравнением [Денисов, 1976]:

$$F = v_0/v - v/v_0 = f \cdot k_{in}[AO]/(k_i v_i), \quad (1)$$

где v_0 и v – скорость поглощения кислорода в отсутствие и в присутствии ингибирующей добавки соответственно, k_i – константа скорости гибели пероксильных радикалов субстрата, f – стехиометрический коэффициент ингибирования, k_{in} – константа скорости ингибирования данным экстрактом.

На основании измеренных значений периода индукции при различных концентрациях экстрактов из сырья дикорастущих и интродуцированных *R. rosea* и *R. iremelica* определено суммарное содержание ингибирующих компонентов [АО] в изученных экстрактах (табл. 40).

Из приведенных в табл. 40 данных, в частности, следует, что экстракт из сырья дикорастущей *R. rosea*, обитающей в районах Горного Алтая, характеризуется большим содержанием суммы фенольных соединений и АО в сравнении с дикорастущей *R. iremelica*, обитающей на Южном Урале, а наименьшим – экс-

тракт из сырья интродуцированной *R. rosea*, что объяснимо, поскольку содержание веществ зависит от возраста растений и места его произрастания.

Как следует из табл. 41, средние молекулярные массы ингибирующих компонентов изученных экстрактов практически одинаковы и составляют величину 165–167.

Из литературы известно [Куркин и др., 1983], что основными ингибирующими компонентами изученных растений являются флавоноиды. Такие флавоноиды, как родионин, родиозин, родиолин, трицин, кемпферол, имеют молекулярную массу 286–610. Молекулярная масса фенольных соединений *R. rosea* (тирозол, салидрозид, галловая кислота) и *R. iremelica*, содержащей, кроме названных соединений, кофейную и *para*-гидроксibenзойную кислоты, изменяется в пределах 140–280. Оцененная нами средняя молекулярная масса (М.м.) (см.

Таблица 41

Результаты оценки средней молекулярной массы ингибирующих компонентов экстрактов из сырья *R. rosea* и *R. iremelica*

Экстракт	$\Delta[\text{AO}] \cdot 10^4, \text{ м}$	Молекулярная масса	
		x	$x \pm Sx$
Из сырья дикорастущей <i>R. rosea</i> (ценопопуляция 10)	2,240	165,6	165,3 $\pm$ 2,4
	1,254	167,5	
	0,998	159,3	
	0,563	167,0	
	0,490	167,3	
Из сырья дикорастущей <i>R. iremelica</i> (ценопопуляция 13)	1,530	166,7	166,9 $\pm$ 0,3
	0,998	166,3	
	0,477	167,7	
	0,324	166,7	
Из сырья интродуцированной <i>R. rosea</i>	1,530	166,7	165,9 $\pm$ 1,2
	1,100	167,3	
	0,734	166,2	
	0,355	166,2	
	0,135	163,0	

табл. 41), близкая к M_m этих фенольных соединений, свидетельствует, что именно эта группа соединений определяет антиоксидантное действие изученных экстрактов. Это утверждение согласуется с данными УФС (см. рис. 85). Найденное значение M_m фенольных соединений свидетельствует также о том, что с увеличением их молекулярной массы мольная доля таких соединений в составе ингибирующей смеси снижается. Антиоксидантную активность природных соединений можно охарактеризовать количественной величиной fk_{in} : чем больше ее значение, тем более эффективен АО. Для исследованных растений величина fk_{in} была найдена на основании количественных результатов, приведенных в табл. 40, с помощью соотношения (1). Экспериментальные результаты удовлетворяют этому соотношению (рис. 87, коэффициент корреляции $r > 0,99$).

На основании данных рис. 85 определены величины $fk_{in} \cdot 10^{-3} (\text{M}^{-1} \cdot \text{с}^{-1})$ для изученных растений: $2,0 \pm 0,2$, $1,6 \pm 0,2$, $1,8 \pm 0,2$ для *R. rosea*, *R. iremelica* и интродуцированной *R. rosea* со-

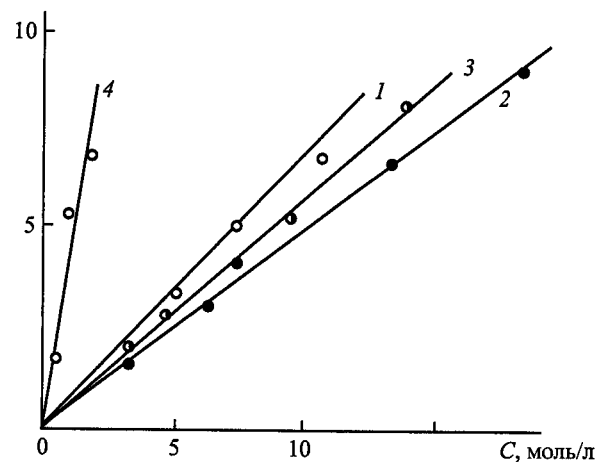


Рис. 87. Зависимость ингибирующих свойств экстрактов из сырья дикорастущей *R. rosea* (1), *R. iremelica* (2), интродуцированной *R. rosea* (3), ионола (4) от концентрации ингибитора (333 °K)

По оси ординат – функция F по формуле (1)

ответственно (при расчетах принимали $k_t = 2 \cdot 10^5 \text{ M}^{-1} \cdot \text{с}^{-1}$ [Денисов, 1971]). Отметим для сравнения, что аналогичный параметр для известного синтетического фенольного антиоксиданта – ионола – в тех же условиях равен $1,21 \cdot 10^4 \text{ M}^{-1} \cdot \text{с}^{-1}$ [Денисов, 1971]. Следовательно, фенольные соединения изученных видов – сравнительно слабые антиоксиданты, а найденные близкие по величине значения fk_{in} для исследованных видов наряду с близкими значениями молекулярных масс их природных ингибиторов свидетельствуют об одной и той же природе антиокислительных компонентов изученных растений.

Таким образом, экстракты из сырья *R. rosea* и *R. iremelica* обладают антиоксидантной активностью. Наибольшее количество ингибирующих компонентов содержит сырье дикорастущей *R. rosea*, несколько ниже – сырье дикорастущей *R. iremelica*. При интродукции антиоксидантная активность значительно снижается, особенно у *R. rosea*, что связано с изменением условий обитания. Средняя молекулярная масса ингибирующих компонентов – 165–167, что соответствует содержащимся в сырье таким фенольным соединениям, как тирозол, салидрозид, галловая кислота, метилгаллат, кофейная и *пара*-гидроксибензойная кислоты. Природные ингибиторы изученных растений обладают более низкой антиоксидантной активностью по сравнению со стандартным синтетическим ингибитором ионолом.

ИНГИБИРУЮЩИЙ ЭФФЕКТ САЛИДРОЗИДА

Родственные салидрозиду соединения известны как достаточно эффективные антиоксиданты [Рогинский, 1976]. Нами совместно с Г.Г. Гарифуллиной и А.Я. Герчиковым исследован ингибирующий эффект, оказываемый природным салидрозидом на процесс радикально-цепного окисления изопропилового спирта, рассматриваемого в качестве модельного соединения [Гарифуллина и др., 2000].

Степень влияния добавок салидрозид на скорость процесса окисления оценивали по изменению величины V при разных концентрациях введенного в реакционную смесь салидрозид. При этом стандартные условия для всех серий экспериментов – температура 70° , скорость инициирования $V_i = 1,8 \cdot 10^{-5}$ М/мин в интервале концентраций салидрозид $[\text{Sal}] = (0,0-4,2) \cdot 10^{-4}$ М.

Кинетические кривые накопления гидропероксида водорода при разных концентрациях салидрозид приведены на рис. 88.

В отсутствие добавок этот процесс протекает согласно кинетическому закону нулевого порядка (рис. 88, 1). В то же время сравнение значений скорости инициирования и скорости накопления H_2O_2 приводит к заключению, что окислительный процесс протекает по радикальному механизму с короткими цепями, поскольку длина цепи процесса $v = V/V_i$ близка к 1 (табл. 42).

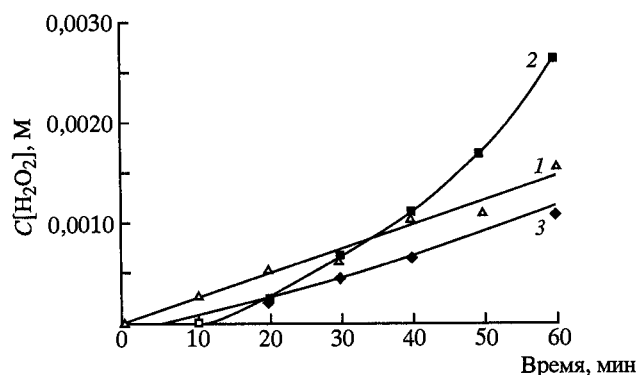


Рис. 88. Кинетические кривые накопления пероксида водорода при инициированном окислении изопропилового спирта при разных концентрациях салидрозид

70° , $V_i = 1,8 \cdot 10^{-5}$ М/мин, $[\text{Sal}] \cdot 10^4$ М: 1 – 0, 2 – 0,3, 3 – 0,5

Таблица 42

Зависимость начальной скорости окисления изопропилового спирта от концентрации введенного салидрозид (70° , $V_i = 1,8 \cdot 10^{-5}$ М/мин)

$[\text{Sal}] \cdot 10^4, \text{М}$	$V_0 \cdot 10^5, \text{М/мин}$	$\tau, \text{мин}$	$[\text{Sal}] \cdot 10^4, \text{М}$	$V_0 \cdot 10^5, \text{М/мин}$	$\tau, \text{мин}$
0,00	2,48	0	2,10	1,00	30,0
0,30	1,25	32,4	2,40	2,44	0,0
0,50	1,00	–	2,60	6,50	0,0
1,05	1,25	31,2	3,20	6,48	0,0
1,30	1,00	31,6	4,20	10,00	
1,80	1,00	30,0			

Таблица 43

Зависимость удельной скорости расходования H_2O_2 от концентрации салидрозид, введенного в развившийся процесс окисления (70° , $V_i = 1,8 \cdot 10^{-5}$ М/мин)

$[\text{Sal}] \cdot 10^4, \text{М}$	$[\text{H}_2\text{O}_2]_t \cdot 10^3, \text{М}$	$V \cdot 10^4, \text{М/мин}$	$[\text{Sal}] \cdot 10^4, \text{М}$	$[\text{H}_2\text{O}_2]_t \cdot 10^3, \text{М}$	$V \cdot 10^4, \text{М/мин}$
0,30	2,80	0,68	1,05	2,60	1,35
0,50	4,50	1,05	1,58	5,15	4,00

Введение салидрозид в окисляющий субстрат приводит к изменению вида кинетических кривых: в интервале $[\text{Sal}] = (0,3-2,1) \cdot 10^{-4}$ М на кинетических кривых появляется период индукции в накоплении H_2O_2 , а скорость окисления снижается. Результаты обработки названных кинетических кривых приведены в табл. 43. Можно заключить, что салидрозид проявляет свойства ингибитора окислительного процесса, поскольку при концентрации всего $3 \cdot 10^{-5}$ М он более чем вдвое снижает начальную скорость окисления, а период индукции составляет 32,4 мин. Примечательно, что дальнейшее увеличение концентрации салидрозид не приводит к изменению ни скорости реакции, ни величины периода индукции. В интервале концентраций $[\text{Sal}] = (0,3-2,1) \cdot 10^{-4}$ М скорость окисления остается практически неизменной. Это означает, что при $[\text{Sal}] > 0,3 \cdot 10^{-4}$ М на молекулах ингибитора погибают практически все пероксильные радикалы, ведущие окисление [Денисов, 1978]. Дальнейшее увеличение концентрации салидрозид приводит к достаточно резкому росту скорости окисления (рис. 89). Это свидетельствует об инверсии

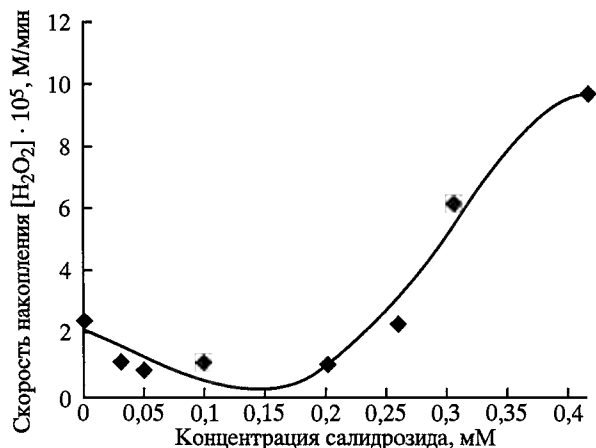


Рис. 89. Зависимость начальной скорости окисления изопропилового спирта от концентрации салидрозидов
 70° , $V_i = 1,8 \cdot 10^{-5}$ М/мин

свойств изучаемого соединения: вместо свойств ингибитора он проявляет свойства инициатора.

При концентрации $[Sal] > 2,6 \cdot 10^{-4}$ М изменяется режим протекания процесса окисления: реакция становится цепной с длиной цепи $\nu > 1$. Подобное поведение салидрозидов достаточно традиционно для слабых фенольных антиоксидантов и связано с явлением передачи цепи на радикал ингибитора [Рогинский, 1976]. Важно иметь в виду возможность регенерации ингибитора окиспероксильными радикалами спирта, ведущими окисление, что должно приводить к увеличению стехиометрического коэффициента ингибирования f [Рогинский, 1976]. Если предположить, что при увеличении концентрации антиоксиданта в интервале $(0-0,3) \cdot 10^{-4}$ М между периодом индукции τ и концентрацией Sal выполняется линейная зависимость $\tau = f[Sal]/V_i$ [Денисов, 1978], то при $\tau = 30$ мин величина $f[Sal] \approx 5,8 \cdot 10^{-4}$ М и при концентрации $[Sal] = 3 \cdot 10^{-5}$ М получим $f \approx 20$.

Многие ингибиторы, в том числе и фенольной природы, способны не только обрывать цепи окисления, но и реагировать также и с гидропероксидом [Рогинский, 1976]. При этом реакция может протекать как по гомолитическому, так и по гетеролитическому механизму. В первом случае в ходе реакции с накоплением H_2O_2 возникает дополнительный источник иницирования, что приводит к снижению эффективности действия фенольного ингибитора. При реализации гетеролитического механизма ингиби-

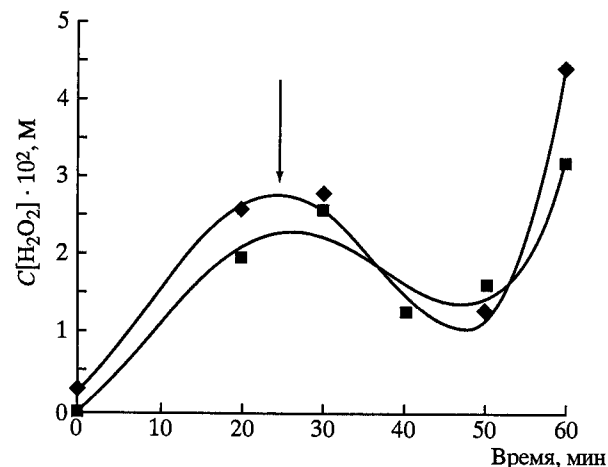


Рис. 90. Кинетические кривые накопления пероксида водорода при окислении изопропилового спирта
 70° , $V_i = 1,8 \cdot 10^{-5}$ М/мин. Момент введения ингибитора обозначен стрелкой

тор приобретает бифункциональные свойства, т.е. наряду с торможением окисления на стадии пероксильного радикала проявляет способность разрушения дополнительного источника иницирования – гидропероксида – на молекулярные продукты.

Для выявления возможного механизма взаимодействия Sal с пероксидными продуктами окисления были поставлены опыты, в которых осуществляли вбрасывание ингибитора в процессе окисления.

Кинетические кривые изменения концентрации пероксида водорода, полученные в этих опытах, приведены на рис. 90. Во всех случаях вбрасывание салидрозидов в развившийся процесс окисления приводит к уменьшению концентрации перекисного соединения, что свидетельствует о гетеролитической реакции ингибитора с пероксидом водорода; в противном случае следовало бы ожидать, напротив, увеличения скорости окисления. Из кинетических кривых, изображенных на рис. 90, найдена скорость снижения концентрации пероксида водорода после вбрасывания салидрозидов V , величина которой растет с ростом вводимой концентрации салидрозидов.

Таким образом, отмечается [Запрометов, 1993], что характерные особенности фенольных соединений, отличающие их от многих других вторичных веществ, – это их легкая окисляемость с образованием высокореактивных промежуточных продуктов, способность к взаимодействию с белками, склонность к компле-

ксообразованию с ионами металлов. С химической точки зрения, фенольные соединения представляют собой соединения с высокой реакционной способностью. Салидрозид как слабый антиоксидант обладает бифункциональными свойствами, т.е. проявляет себя как ингибитор или инициатор окислительных процессов. Проявление того или иного свойства зависит от концентрации салидрозида в реакционной среде: при низких концентрациях салидрозид выступает как ингибитор окислительных процессов, при высоких – как инициатор.

Глава 17

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ФАРМАКОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ

17.1. Экологические свойства фенольных соединений

Фенольные соединения в растениях обладают многими функциями. К настоящему времени функции фенольных соединений (выполняемые ими в продуцирующих их растениях) могут быть подразделены на две большие подгруппы: 1) функции широкого плана и 2) специализированные функции. Отмечается, что большинство фенольных соединений в той или иной мере принимает участие в экологических взаимосвязях мира растений, животных и микроорганизмов [Запрометов, 1993].

Входя в состав лигнина и суберина, они являются исходными компонентами клеточной стенки; в качестве антиоксидантов защищают клеточные структуры от коротковолнового УФ-излучения и т.д. [Барабой, 1984; Бриттон, 1986; Запрометов, 1992, 1993]. В связи с этим предполагается, что увеличение содержания в растениях фенольных соединений – один из факторов адаптации к условиям высокогорий [Виленский, 1981].

Надземные и подземные органы *R. rosea* и *R. iremelica* богаты соединениями, относящимися к флаволигнанам, флавоноидам, фенилпропаноидам, простым фенолам, фенилэтаноидам, фенилкарбоновым кислотам. Средняя масса ингибирующих компонентов *R. rosea* и *R. iremelica*, благодаря которым сырье обладает антиоксидантным действием, равна 165–167 (табл. 41), что соответствует содержащимся в сырье фенольным соединениям, таким как тирозол, салидрозид, галловая кислота, метилгаллат, кофейная и *пара*-гидроксibenзойная кислоты.

Сырье дикорастущей *R. rosea*, обитающей в районах Горного Алтая на высотах 2000–2500 м над ур. моря, характеризуется большим содержанием суммы фенольных соединений и антиоксидантов ($1,50 \pm 0,12$ %) по сравнению с дикорастущей *R. iremelica* ($0,90 \pm 0,09$ %) (см. табл. 40). Это объяснимо, поскольку содержание веществ зависит от возраста растений и места его произрастания. Известно, что содержание фенольных соединений коррелирует с высотой произрастания растений над уровнем моря, так как одним из ведущих факторов, оказывающих влияние на их биосинтез, считают свет, особенно его ультрафиолетовую область [Запрометов, 1988, 1993; Соболевская, Минаева, 1961]. Так, на Южном Урале *R. iremelica* произрастает на высотах 600–1000 м над ур. моря. В сырье интродуцированных растений *R. rosea* и *R. iremelica* (в условиях Уфы на высоте 200 м над ур. моря) количество фенольных веществ ниже, чем в сырье дикорастущих особей. Более значительное снижение количества фенольных соединений при интродукции наблюдалось для *R. rosea* (примерно в 5 раз), с этим связано снижение антиоксидантной активности в 3,54 раза. Вероятно, этот факт связан с уменьшением суммарной солнечной активности при интродукции на значительно более низкие высоты. Антиоксидантная характеристика сырья интродуцированной *R. iremelica* по этой же причине несущественно отличалась от таковой дикорастущих особей.

Кроме этого, при интродукции наблюдаются увеличение числа и размеров вегетативных и репродуктивных побегов в 1,5–2 раза, числа листьев в 2–3 раза, средней площади пластинки листа на 2,1 см², числа почек возобновления в 10–12 раз, разрастание подземных органов. По-видимому, накопление веществ и увеличение габитуса растения находятся в обратной зависимости.

Еще одна важная особенность фенольных соединений – их участие в роли индукторов во взаимоотношениях растений и их консортов, которое обеспечивает защиту растений от фитопатогенов [Запрометов, 1993]. Так, нами обнаружено, что в естественных местах обитания *R. rosea* и *R. iremelica*, а также интродуцированные растения *R. iremelica* не поражаются вредителями *Nematoda* spp. По причине значительного снижения содержания фенольных соединений при интродукции подземные органы *R. rosea* повреждаются этими организмами.

Любопытным является и факт, обнаруженный нами, – в естественных местах обитания возобновление *R. rosea* (на Алтае) и *R. iremelica* (на Южном Урале) не происходит на субстратах, содержащих отмершие ткани самих растений, хотя эти виды предпочитают органо-генно-щебнистые почвы с высоким содержанием

ем органических веществ. Аналогичные наблюдения за возобновлением *R. rosea* на Приполярном Урале проведены Ю.М. Фроловым и И.И. Полетаевой [1994, 1998]. Ими показано, что в ценопопуляциях, произрастающих на субстратах, содержащих неразложившиеся остатки растений, возрастной спектр – правосторонний с отсутствием прегенеративных особей. Известно [Некратова и др., 1992], что в отмерших тканях *R. rosea* сохраняется достаточно высокое содержание салидрозидов (0,69–1,31%). Длительность сохранения салидрозидов в отмерших тканях корневищ, вероятно, объясняется длительным полупериодом распада этого вещества, так как оно устойчиво к действию таких физических факторов среды, как температура и влажность [Куркин и др., 1989; Шретер и др., 1992]. Вероятно, что именно присутствие высоких концентраций салидрозидов в остатках *R. rosea* и *R. iremella* препятствует возобновлению этих видов на содержащих отмершие ткани растений участках естественных местообитаний.

На основании наблюдений онтогенеза *R. rosea* и *R. iremella* в естественных местах обитания и в условиях *in vitro* (гл. 13) можно предположить, что салидрозид – один из элементов, обеспечивающих фитогенное поле растения, и выступает как вещество, обладающее экорегуляторными функциями.

Еще одна важная особенность фенольных соединений – их участие в защите растений от теплового шока. Исследуемые виды, как и большинство представителей сем. *Crassulaceae*, – суккуленты с мясистыми листьями и стеблями, которые очень быстро на солнце нагреваются. Известно, что вегетативные и репродуктивные органы суккулентов [Горышина, 1979], *R. rosea* [Саратиков, Краснов, 2004] в том числе, нагреваются до температуры 50–60° и обладают жаростойкостью. Для *R. rosea* летальной (при которой повреждается более 50% литовой пластинки) является температура в фазу вегетации – 62°, цветения – 65° [Ким, 1999]. Фенольные соединения, салидрозид в их числе, обладают устойчивостью к высоким температурам (50–60°) [Шретер и др., 1992]. При этом максимальное содержание салидрозидов приходится на период цветения–начало плодоношения [Саратиков, Краснов, 1987]. По-видимому, обладая жаростойкостью и антиоксидантной активностью, фенольные соединения, в том числе салидрозид, участвуют в защите растений от теплового шока.

Таким образом, фенольные соединения выступают еще и как один из факторов, определяющих особенности онтогенеза растений и влияющих на возобновление и распределение особей в ценопопуляциях, проявляют экорегуляторную функцию. Салидрозид может выступать как алломон – вещество, участвующее в

межвидовых (аллелохимических) взаимодействиях (по классификации [Whittaker, Feeny, 1971]) и приносящее пользу организму-продуценту, отпугивая фитофагов, и как аутоингибитор адаптации – вещество, участвующее во внутривидовых взаимодействиях, поддерживающее численность популяции в таких пределах, чтобы она находилась в равновесии с окружающей средой.

17.2. Фармакологические и иные свойства фенольных соединений

Стабилизация продуктов, используемых человеком для обеспечения своей жизнедеятельности (продукты питания, лекарственные препараты, косметические изделия и пр.), предусматривает введение в них антиокислительных добавок. Требования к таким добавкам должны быть особенно жесткими из-за возможности их длительного поступления в организм. В России в качестве антиоксидантов широко используются синтетические стабилизаторы, например бутилокситолуол и бутилоксанизол. Однако исследования последних лет свидетельствуют о кумулятивном эффекте канцерогенного действия бутилокситолуола [Гарифуллина и др., 2000]. Природные соединения класса флавоноидов и нафтохинонов, содержащиеся в растениях и не обладающие токсическим действием, могут служить в качестве достаточно эффективных стабилизаторов [Запрометов, 1974]. В этом отношении виды сем. *Crassulaceae* в целом, а *R. rosea* и *R. iremella* в частности, могут быть перспективными.

В настоящее время в качестве официального сырья используются корневища и корни *R. rosea* [Государственная фармакопея СССР, 1990].

Проведенные в последние двадцать лет фармакологические и клинические исследования *R. rosea* и близкородственных ей видов, выявили стимулирующее и адаптогенное, противотуберкулезное, противоопухолевое, антигипнотическое, антигипоксическое и антиоксидантное действия препаратов из этих растений. Близкие по химическим и фармакологическим свойствам к *R. rosea* виды, в том числе и *R. iremella*, рекомендованы к использованию в качестве дополнительных источников сырья [Дикорастущие..., 2001].

“Значительная роль в реализации адаптогенного, в частности стресс-протективного, действия препаратов родиолы принадлежит антиоксидантным свойствам таких содержащихся в этом растении флавоноидов, как салидрозид и *n*-тирозол” [Саратиков, Краснов, 2004. С. 219].

Основными компонентами экстрактов, определяющими действующее начало *R. rosea*, являются салидрозид [ФС 42-2128-83, Государственная фармакопея, 1990] и гликозиды коричневого спирта (циннамилгликозиды) (изменение № 1 к ФС 42-2126-83 от 26.12.86) [Куркин и др., 1989]. По этим веществам в настоящее время рекомендовано проводить стандартизацию сырья.

При заготовке сырья *R. rosea* можно мыть в проточной воде, а также сушить при повышенной температуре, это связано с устойчивостью салидрозидов к нагреванию и не вымыванием его из растительных тканей [Куркин и др., 1989; Шретер и др., 1992].

В связи с тем что именно салидрозид является основным действующим началом в сырье, а также обладает бифункциональностью, т.е. может проявлять себя как ингибитор или инициатор окислительных процессов (см. гл. 17, 18), очень важно учитывать эти свойства при приготовлении фармакопейных прописей.

Ранее об этом дуализме салидрозидов в литературе имелись данные. Известно, что по-разному, в зависимости от дозы, влияет салидрозид и на двигательную активность. В малых дозах салидрозид действует стимулирующе на спонтанную активность мышей, а при больших дозах снижает двигательную активность интактных животных [Марина, Алексеева, 1973]. Так же, в зависимости от доз используемого препарата, влияет салидрозид на холинергические и моноаминергические процессы в центральной нервной системе [Саратиков, Краснов, 1987].

Установлено [Минаева, 1991], что “препараты *R. rosea* влияют на кору головного мозга, нормализуя высшую нервную деятельность при неврозах, невротизации, гипотонии, вегетативной дистонии, шизофрении, переутомлении. Применяют жидкий экстракт по 5–10 капель 2–3 раза в день за 15–20 мин до еды. Необходимо помнить, что передозировка может привести к противоположному воздействию, т.е. вызывать сонливость, снижение работоспособности” и т.д.

Итак, *R. rosea* и *R. iredelia* – это источники антиоксидантов. Содержание антиоксидантов в растениях зависит от условий, в которых они обитают. Антиоксидантами являются следующие вещества: тирозол, салидрозид, галловая, кофейная и *n*-гидроксibenзойная кислоты. Салидрозид, являясь слабым антиоксидантом, обладает бифункциональными свойствами. Бифункциональные химические характеристики салидрозидов однотипно проявляются в биологических системах (растения, животные и человек) в условиях *in vitro* и *in vivo* как на тканевом, так и организменном уровнях. Направленность действия экстрактов зависит от концентрации присутствующего в нем салидрозидов. При

низких концентрациях салидрозид является акцептором радикалов, геропротектором, стимулирует рост растений *in vitro* и *in vivo*, стимулирует мышечную, эндокринную и нервную деятельность, половую активность. Однако при низкой концентрации салидрозидов снижается иммунитет растений, что приводит их к заражению фитопатогенами. При высоких концентрациях салидрозидов выступает в качестве прооксиданта, блокирует рост растений в условиях *in vitro* и *in vivo*, блокирует мышечную активность, снижает работоспособность и т.д. Высокие концентрации салидрозидов защищают растения от инсоляции, действия высоких температур и фитопатогенов.

В одних случаях салидрозид проявляет себя как алломон – вещество, выполняющее экорегуляторную функцию, участвуя в межвидовых взаимодействиях; в других – как аутоингибитор адаптации, вещество, участвующее во внутривидовых взаимодействиях, поддерживающих оптимальную численность особей в популяции, и обеспечивающее фитогенное поле растения.

ВОПРОСЫ ОХРАНЫ *RHODIOLA IREMELICA*

Глава 18

СОСТОЯНИЕ ОХРАНЫ ВИДА В РЕСПУБЛИКЕ БАШКОРТОСТАН

Rhodiola iremela – эндемик Среднего и Южного Урала, включен в “Красную книгу Республики Башкортостан” [2001] с категорией редкости I как “вид, находящийся под угрозой исчезновения”.

Численность этого вида в естественных местообитаниях катастрофически сокращается, хотя и считается, что вид охраняется в Южно-Уральском заповеднике на хребтах Зигальга, Машак и горе Яман-Тау [Кучеров, 1985], на территории памятников природы “Гора Большой Шатак”, “Гора Иремель” [Кучеров и др., 1991]. Несмотря на то что многие ценопопуляции вида расположены на ООПТ (особо охраняемых природных территориях) разного ранга (памятники природы, заказники, заповедник), в последнее десятилетие нами [Ишмуратова, 2002а] и рядом исследователей [Мулдашев и др., 2004] зафиксировано исчезновение некоторых из них именно на территориях ООПТ. Так, например, в 1984 г. *R. iremela* на Большом и Малом Иремеле имела плотность 0,24 особи на 1 м², а в 1988 – 0,09 [Вернигор, Лебедева, 1990], а к настоящему времени отдельные субпопуляции на этой территории практически уничтожены. Уничтожены также популяции на горе Яман-Тау и на горе Большой Шолом. Основная причина сокращения численности вида – массовый сбор корневищ местным населением и туристами.

В настоящее время из изученных нами ценопопуляций только горно-тундровые и приручьевая находятся на территории

ООПТ (памятник природы “Гора Иремель”). Состояние их на сегодняшний день оценивается нами как “подвергнутые опасности” и “подвергнутые критической опасности” (см. гл. 19). Скальные популяции, угроза исчезновения которых резко возрастает при заготовках, совсем не охраняются.

Ценопопуляции этого эндемичного вида малочисленны и занимают ограниченные площади. Ценопопуляции изолированы друг от друга, каждая из них уникальна и исчезновение любой является невосполнимой утратой генофонда этого редкого растения.

Несмотря на принимаемые меры охраны, *R. iremela* – один из самых уязвимых видов флоры Башкортостана. Нам представляется [Ишмуратова, 2002а], что наиболее действенной мерой, направленной на сохранение вида, была бы организация на территориях горного массива Иремель и хребта Крыкты особо охраняемых природных территорий более высокого ранга, чем памятник природы, например природного или национального парка, с выделением отдельных местопроизрастаний *R. iremela* в качестве заповедных зон парков. А.А. Мулдашев и др. [2004] отмечают, что охрана популяций этого вида, по-видимому, будет обеспечена только в условиях ООПТ и при организации патрульной охраны территории Южно-Уральского государственного природного заповедника.

К настоящему времени есть Постановление Правительства Республики Башкортостан от 01.09.2003 г. № 209 о резервировании территорий под создание природных парков “Иремель”, “Крыкты”.

Сохранение и восстановление популяций *R. iremela* к сегодняшнему дню возможно с привлечением широкого спектра методов *ex situ* и *in situ*. Это в первую очередь создание ООПТ с выделением заповедных зон, включающих сообщества с *R. iremela*, мониторинг состояния ценопопуляций, сохранение и восстановление среды обитания путем запрета сбора растений и снятия антропогенных нагрузок в местах обитания вида. Сохранению вида будут способствовать искусственное воспроизводство природных ценопопуляций путем подсева семян и реинтродукции растений в экотопы с большой площадью.

К методам *ex situ* относятся интродукция растений, введение их в культуру, использование методов культуры тканей для получения растений-регенерантов с целью их последующей интродукции и реинтродукции.

В Ботаническом саду-институте УНЦ РАН в условиях Башкирского Предуралья (на примере Уфы) с 1991 г. нами были на-

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ И ПРИРОДООХРАННОЙ ЗНАЧИМОСТИ ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ *RHODIOLA IREMELICA*

чаты работы по размножению растений *R. iremelica* с перспективой интродукции в культуру и дальнейшей реинтродукции. Показана возможность интродукции вида к этим условиям: особи проходят полный цикл развития и к третьему году культивирования начинают цвести и плодоносить.

Интродукция *R. iremelica* в условия других ботанических садов также будет способствовать сохранению генофонда. *R. iremelica* находится в коллекциях ряда ботанических садов – БИНа им. В.Л. Комарова (Санкт-Петербург) и Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (Сыктывкар). В Ботаническом саду-институте УНЦ РАН при непосредственном участии автора (1991–1998 гг.) был создан интродукционный питомник вида. Коллекция на сегодняшний день пополняется сотрудниками лаборатории геоботаники и растительных ресурсов Института биологии УНЦ РАН [Маслова и др., 2004].

Кроме этого, сохранению вида будет способствовать введение его в культуру. Разработаны агроприемы возделывания вида в условиях Башкирского Предуралья. Это позволит желающим выращивать растения на приусадебных участках.

В репродукции *R. iremelica* возможно применение метода культуры *in vitro*. Нами разработан лабораторный способ клонального микроразмножения *R. iremelica*. Полученные методом культуры *in vitro* растения-регенеранты могут быть исходным материалом для интродукции и реинтродукции. При использовании в качестве эксплантов семян для размножения *in vitro* возможно сохранение генетического разнообразия вида. В Ботаническом саду-институте УНЦ РАН в 1993–1998 гг. нами была создана коллекция растений-регенерантов *R. iremelica*, полученных методом культуры тканей.

С 2004 г. сотрудниками лаборатории геоботаники и растительных ресурсов Института биологии УНЦ РАН и Ботанического сада-института УНЦ РАН начаты работы по реинтродукции вида [Мулдашев и др., 2004].

Для организации действенной охраны угрожаемых видов необходима оценка состояния отдельных ценопопуляций и с учетом характера лимитирующих факторов определение режима их охраны.

“Состояние” ценопопуляции мы понимаем как показатель, интегрирующий такие характеристики ценопопуляций, как занимаемую площадь, численность и плотность, популяционную и индивидуальную жизненность. Кроме этого, считаем целесообразным учитывать выраженность защитной стратегии (по индексу интеграции признаков на анатомо-морфологическом уровне) и степень испытываемого антропогенного пресса [Ишмуратова, 2004а; Ишмуратова, Ишбирдин, 2004].

Для каждого из предложенных семи оценочных параметров мы предлагаем “однонаправленную”, от имеющих меньшую природоохранную значимость до максимальной, трехбалльную оценку.

1. *Занимаемая площадь (А)*: 1 – большая, 2 – средняя, 3 – маленькая.
2. *Численность (В)*: 1 – высокая, 2 – средняя, 3 – низкая.
3. *Плотность (С)*: 1 – высокая, 2 – средняя, 3 – низкая.
4. *Индивидуальная жизненность (D)*: 1 – высокая, 2 – средняя, 3 – низкая;
5. *Популяционная жизненность (E)*: 1 – высокая, 2 – средняя, 3 – низкая.
6. *Выраженность защитной стратегии (F)*:
на морфологическом уровне (F1): 1 – высокая, 2 – средняя, 3 – низкая;
на анатомическом уровне (F2): 1 – высокая, 2 – средняя, 3 – низкая;
на уровне интеграции параметров семенного размножения (F3): 1 – высокая, 2 – средняя, 3 – низкая.
7. *Степень антропогенного влияния (G)*: 1 – слабая, 2 – средняя, 3 – сильная.

При оценке площади, численности, плотности и степени антропогенного влияния мы не оперируем абсолютными значениями (гл. 7), а даем относительные (сопоставительные) экспертные

оценки, позволяющие ранжировать по этим показателям изученные ценопопуляции вида.

В оценках индивидуальной жизненности мы опираемся на результаты оценки жизненности ценопопуляции по размерному спектру (IVC) (см. гл. 9).

Популяционную жизненность оценивали по доле генеративных особей от общего числа виргинильных и генеративных особей, отражающей благоприятность условий для реализации механизмов самоподдержания ценопопуляции [Работнов, 1950; Трулевич, 1960; Уранов, 1960; Фролов, Полетаева, 1998]. Большая доля генеративных особей соответствовала большей популяционной жизненности (см. гл. 7). Состояние, соответствующее популяционному оптимуму, отмечали для ценопопуляций, сочетающих высокую популяционную жизненность, численность, плотность и полночленность возрастного состава.

Выраженность защитной стратегии оценивалась нами по показателям морфологической, анатомической интеграции и интеграции параметров семенного размножения (см. гл. 10). Максимальный уровень интеграции (целостности) соответствует максимальной выраженности защитной стратегии.

Баллы, оценивающие жизненность ценопопуляции по размерному спектру, популяционную жизненность и выраженность защитной стратегии, даны по “попаданию” показателя для ценопопуляции в один из трех классов, полученных пропорциональным делением интервала изменчивости показателей для всех ценопопуляций.

Интегрированный показатель состояния ценопопуляции (SC) определялся по среднему показателю для всех оцениваемых параметров. Состояние ценопопуляций оценивалось нами также в трехбалльной системе: 1 (средние баллы 1,00–1,67) – состояние удовлетворительное; 2 (1,68–2,34) – состояние угрожаемое; 3 (2,35–3,00) – состояние критическое. Преимущества такого подхода – в обязательном учете всех оценочных параметров.

Следует отметить, что предложенная система категорий состояния рассматривается нами как универсальная – применимая для оценки состояния популяций и других видов. В отношении к ценопопуляции видов различного природоохранного статуса она соответствует следующим категориям, используемым МСОП (Международный союз охраны природы) [Стратегия..., 2000]:

для видов, находящихся под угрозой исчезновения (категория редкости I по критериям МСОП): 1 – уязвимая; 2 – подвергнутая опасности; 3 – подвергнутая критической опасности; для видов низкого риска (категория редкости II, III по критериям МСОП): 1 – вызывающая меньше всего беспокойства; 2 – находящаяся в состоянии, близком к угрожаемому; 3 – зависящая от сохранения.

В табл. 44 приведены баллы по всем оцениваемым параметрам и интегрирующие показатели состояния ценопопуляций *R. iremelica*. Состояние вида приводится по категории МСОП “виды, находящиеся под угрозой исчезновения”. Интегральная оценка ценопопуляций *R. iremelica* показывает, что в наихудшем состоянии находится ценопопуляция 2, приуроченная к приручевым местообитаниям (ручей Тыгын) горного массива Иремель. Эта ценопопуляция малочисленна, неполночленная, дигрессивного типа, отличается низким уровнем интеграции всех изученных параметров и низкой жизненностью особей, что характеризует ее как находящуюся в условиях индивидуального и популяционного пессимума.

В критическом состоянии – “подвергнутая критической опасности” находится также и ценопопуляция 8, наибольшую угрозу которой несет ее малочисленность (несколько десятков растений) и нахождение в непосредственной близости от туристских троп.

Несмотря на большие площади, состояние горно-тундровых ценопопуляций Малого и Большого Иремеля (ценопопуляции 1 и 12) к настоящему времени вызывает опасение, поскольку эти ценопопуляции испытывают интенсивную антропогенную нагрузку. Вблизи горного массива (дер. Тюлюк) уже несколько лет функционирует круглогодичный детский туристский лагерь, на территории ООПТ расположена турбаза, а непосредственно по горному массиву проходят пешие, конно-верховые и лыжные организованные и “дикие” туристские маршруты.

В удовлетворительном состоянии (“уязвимая” – для исчезающих видов) находится ценопопуляция 11, приуроченная к террасированным скалам горы Арвяк-Рязь. По нашим оценкам, эта ценопопуляция нормальная, полночленная, с высокой долей генеративных особей, с высокими уровнями жизненности особей, интегрированности морфологических параметров и успешным семенным размножением, что характеризует ее как находящуюся в условиях индивидуального и популяционного оптимума.

Таблица 44

**Показатели природоохранной значимости и состояния
ценопопуляций *R. iremelica* на Южном Урале**

Номер ценопопу- ляции	Местообитание	IVC (D)	Доля генера- тивных осо- бей (E)	Индекс ин- теграции
				морфологи- ческой (F1)
1	Горная тундра	0,80	43,9	16,4
2	Приручьевые валуны	0,82	0	5,5
8	Горная степь	0,87	58,3	5,5
3	Отвесные скалы	0,95	71,5	16,4
9	Отвесные скалы	1,02	40,8	9,1
7	Лес	1,10	50,0	3,6
5	Отвесные скалы	1,12	74,9	7,3
4	Горная степь	1,15	83,2	14,5
6	Террасированные скалы	1,21	67,0	1,8
10	Горная степь	1,21	53,8	7,3
11	Террасированные скалы	1,24	89,0	20,0

* 1 (средние баллы 1,00–1,67) – уязвимая; 2 (1,68–2,35) – подвергнутая опасности; 3 (2,36–3,00) – подвергнутая критической опасности. А – занимаемая площадь, В – численность, С – плотность, D – индивидуальная жизнённость, E – популяционная жизнённость, выраженность защитной стратегии F1 – на морфологическом уровне, F2 – на анатомическом уровне, F3 – на уровне параметров семенного размножения, G – степень антропогенного влияния.

Состояние большинства исследованных ценопопуляций *R. iremelica* оценивается нами как угрожаемое – “подвергнутая опасности”.

Предложенная система оценок позволяет прогнозировать изменение состояния ценопопуляций при различных режимах охраны и природоохранных мероприятиях. Так, одной из главных мер охраны может быть уменьшение или снятие антропогенных нагрузок. Расчеты перспективного состояния при условии снятия нагрузок показывают, что для ценопопуляции 2 этот фактор не является определяющим и даже режим заповедования не выведет эту ценопопуляцию из критического состояния.

Другим регулируемым параметром является численность. Для некоторых ценопопуляций увеличение численности (плотности) через специальные биотехнологические мероприятия (под-

Индекс интеграции		Параметры оценки состояния										Сред- ний балл	SC*
анатоми- ческой (F2)	параметров семенного размножения (F3)	A	B	C	D	E	F1	F2	F3	G			
17,0	0	1	1	3	3	2	1	1	3	3	2,00	2	
13,1	0	3	3	3	3	3	3	2	3	3	2,89	3	
10,5	20,0	3	3	1	3	2	3	3	2	2	2,44	3	
11,8	33,3	3	2	2	2	1	1	2	1	2	1,78	2	
13,7	6,7	3	3	2	2	2	2	2	3	2	2,33	2	
16,3	13,3	2	2	2	2	2	3	1	3	1	2,00	2	
9,2	33,3	3	3	2	2	1	3	3	1	1	2,11	2	
13,7	28,6	3	2	1	2	2	1	2	2	2	1,88	2	
10,5	13,3	3	3	2	1	1	3	3	3	1	2,22	2	
9,2	40,0	3	3	1	1	2	3	3	1	1	2,00	2	
7,8	42,9	2	2	1	1	1	1	3	1	2	1,56	1	

сев, посадка, стимуляция размножения через создание условий) может помочь улучшить их состояние. Снятие антропогенных нагрузок может положительно сказаться на состоянии ценопопуляции также через увеличение численности особей. Возможность реализации такого подхода ослабляется для *R. iremelica* ограниченностью площадей подходящих экотопов (исключение составляют горно-тундровые ценопопуляции). Однако для других видов с потенциально большими площадями размещения ценопопуляций искусственное воспроизводство может стать путем улучшения их состояния.

При определении в перспективе режимов охраны отдельных ценопопуляций редких видов растений необходимо учитывать их состояние, так как оно в значительной степени определяется их отношением к стрессовым факторам, в том числе и к антропогенному прессу.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

К настоящему времени в список растений “Красной книги Республики Башкортостан” [2001] включено 232 вида. Среди этих видов одним из самых редких и угрожаемых является *Rhodiola iremelica* – эндемик Среднего и Южного Урала, категория редкости I – вид, находящийся под угрозой исчезновения, подвергшийся опасности вымирания. Дальнейшее существование вида невозможно без специальных мер охраны. Сохранение вида маловероятно, если факторы, вызывающие сокращение численности, будут продолжать действовать. Основные лимитирующие факторы – особенности биологии вида, пациентная стратегия жизни, отсутствие конкурентоспособности к другим видам, сокращение площадей подходящих экотопов, элиминирующий фактор – хищническое истребление путем заготовок, рекреация.

В то же время на сегодняшний день это единственный вид в Республике Башкортостан, достаточно полно изученный на организменном, популяционном и экосистемном уровнях в соответствии с современными требованиями изучения редких и исчезающих видов [Стратегия..., 2000].

Разработаны методы и принципы сохранения *R. iremelica* в условиях *in situ*: 1) проведена инвентаризация вида, уточнен его таксономический статус; 2) исследованы особенности биологии вида, выявлены механизмы действия лимитирующих факторов; 3) выявлены тактики и стратегии выживания вида на организменном и популяционном уровнях при ухудшающихся условиях обитания; 4) исследована генетическая структура популяций; 5) проведена оценка состояния ценопопуляций; 6) разработана методология мониторинга и заложена база для его проведения; 7) начата охрана популяций на ООПТ (на уровне региональной программы сохранения редких видов); 8) вид внесен в “Красную книгу Республики Башкортостан” [2001]; 9) начато искусственное воспроизводство природных популяций.

Предложены биологические принципы и способы сохранения вида *ex situ*: 1) показана возможность интродукции вида; разработаны 2) приемы, повышающие всхожесть семян (стратификация, гормональная стимуляция) и 3) агроприемы возделывания вида семенами и фрагментами корневищ; 4) показаны необходимость и возможность введения его в культуру в целях сохра-

нения вида; 5) разработана технология клонального микроразмножения; показаны 6) возможность сохранения вида *in vitro* на уровне каллусных или суспензионных культур и 7) возможность использования растений-регенерантов для целей интродукции и репатриации (реинтродукции); 8) рекомендовано в качестве дополнительного источника сырья *R. rosea* использовать корневища и корни интродуцированных растений и растений-регенерантов *R. iremelica*, обладающих стимулирующими, адаптогенными и антиоксидантными свойствами.

С привлечением комплекса методов – онтогенетического, анатомо-морфологического, химического (биологически активные вещества), кариологического и интродукционного – доказана правомерность мнения А.Г. Борисовой [1939, 1970] о видовой самостоятельности *R. iremelica*.

Rhodiola iremelica – многолетнее травянистое короткокорневищное растение, гемикриптофит. Вид приурочен к горно-тундровым и горно-луговым органощебнистым почвам на высоте от 300 до 1600 м над ур. моря. Типичными местообитаниями *R. iremelica* в гольцовом поясе Южного Урала являются сообщества класса *Caricetea curvulae*. В подгольцовом и верхнем лесном поясах вид приурочен к сообществам *Mulgedio-Aconitetea* (высокотравья, среди россыпей камней), *Asplenietea trichomanis* (скальные сообщества), *Rhithido rugosi-Laricetea sibiricae* (остепненные редкостойные петрофитные сосново-березово-лиственничные леса).

Встречаемость *R. iremelica* в различных фитоценозах служит косвенным доказательством возможных путей проникновения видов р. *Rhodiola* на Урал: по мнению П.Л. Горчаковского [1975] – это перигляциальные реликты арктической флоры, по мнению Ю.М. Фролова и И.И. Полетаевой [1998] – это перигляциальные реликты горного происхождения, достигшие Урала по казахскому мелкосопочнику в период криоксерофитизации в плейстоцене.

Численность и плотность особей различна и зависит от экотопа и занимаемой ценопопуляцией площади. Для *R. iremelica* выявлено несколько типов возрастных спектров ценопопуляций: нормальные, бимодальные, регрессивные. Реальная семенная продуктивность в низкогорных ценопопуляциях высокая, плодоношение ежегодное. В горно-тундровых ценопопуляциях реальная семенная продуктивность низкая, плодоношение бывает нерегулярным (раз в 3–4 года), однако высокая потенциальная продуктивность и высокая доля собственно женских и обоеполых особей позволяет виду в благоприятные годы максимально реализоваться и в этих

условиях. В целом на Южном Урале в возрастном спектре *R. iremelica* преобладают генеративные и сенильные особи, а в половой структуре – функционально мужские особи.

На градиенте низкогорье–высокогорье (одновременно градиент юг–север) доля генеративных от числа всех взрослых особей уменьшается, следовательно со снижением жизненности растений в ценопопуляции замедляется переход их в генеративное состояние. Это может служить показателем удаления растений на этом градиенте от индивидуального оптимума. Доля генеративных особей от общего числа всех особей снижается в ряду: горно-степные, горно-тундровые, скальные, приручьевые ценопопуляции. Этот показатель отображает переход в этом ряду от популяционного оптимума к популяционному пессимуму.

Для ценопопуляций *R. iremelica* наблюдаются различные сочетания положений относительно популяционного и индивидуального оптимумов. Растения террасированных скал и горных степей находятся в условиях индивидуального оптимума, а растения горных тундр – пессимума. К популяционному оптимуму приближаются ценопопуляции горных тундр и горных степей. В условиях индивидуального и популяционного оптимумов находятся ценопопуляции горных степей. Большинство скальных ценопопуляций обитают в условиях популяционного пессимума и в условиях, близких к индивидуальному пессимуму.

R. iremelica – адаптивно пластичный вид. Пластичность вида проявляется в широком экологическом и ценотическом ареале, высокой изменчивости анатомо-морфологических структур. На градиенте юг–север у *R. iremelica* проявляются различные сочетания криоксероморфных, ксероморфных, склероморфных, суккулентных и гелиоморфных свойств на анатомо-морфологическом уровне. Степень выраженности этих свойств в структуре различных тканей и органов отличается и зависит от сочетания природно-климатических условий обитания ценопопуляции. Структурно-функциональные особенности на анатомо-морфологическом уровне индивидуальны для каждой ценопопуляции. При этом можно выделить два направления адаптации: к теплым и недостаточно увлажненным условиям обитания (террасированные скалы, горно-степные местообитания) и к холодным, умеренно увлажненным условиям с сильными ветрами и инсоляцией (горно-тундровые ценопопуляции). В горных тундрах на севере формируется экотип с мелким габитусом, единичными побегами и сближенными, цельнокрайными или зубчатыми до 1/3 периметра листьями с преимущественно (до 93–94%) аномоцитным типом устьичного комплекса и с большей степенью выраженности крио-

ксероморфных и склероморфных черт. В южных ценопопуляциях формируется экотип с крупным габитусом, многочисленными побегами и расставленными на них утолщенными листьями с зубчатостью от 1/3 до 2/3 периметра, с гемипарацитным и аномоцитным типами устьичных комплексов, с большей степенью выраженности ксероморфных, суккулентных и гелиоморфных признаков.

Заложена база для проведения мониторинга состояния ценопопуляций *R. iremelica* в Южно-Уральском регионе. Проведена комплексная оценка состояния ценопопуляций вида с учетом организменных и популяционных признаков, а также характера лимитирующих факторов. Состояние большинства ценопопуляций оценено как “подвергнутая опасности”. Предложенная система оценок позволяет прогнозировать изменение состояния ценопопуляций при различных режимах охраны и природоохранных мероприятиях. Так, одной из главных мер охраны может быть уменьшение или снятие антропогенных нагрузок. Расчеты перспективного состояния при условии снятия нагрузок показывают, что для некоторых ценопопуляций этот фактор не является определяющим и даже режим заповедования не может вывести эти ценопопуляции из критического состояния. Другим регулируемым параметром является численность. Для *R. iremelica* возможность реализации такого подхода ослабляется ограниченностью площадей подходящих экотопов.

Показана возможность интродукции вида в условиях Башкирского Предуралья. В условиях Уфы растения проходят полный цикл развития и к третьему году вегетации начинают цвести и плодоносить. Длительность вегетации составляет 156–174 дня. Внутривидовое развитие длительное, сопровождается высоким содержанием ауксинов и цитокининов. *R. iremelica* устойчива к теплым и засушливым условиям обитания. В условиях сухого и жаркого лета в условиях Предуралья *R. iremelica* в отличие от *R. rosea* повторно цветет и плодоносит.

Разработаны схемы клонального микроразмножения *R. iremelica*, дающие возможность сохранения уникальных геномов в условиях ботанических садов и использования полезных свойств растения без разрушения природных популяций. Полученные в культуре *in vitro* растения-регенеранты можно использовать для целей интродукции и реинтродукции. Выявлено, что важным моментом технологии *in vitro* является учет особенностей биологии размножаемого вида (жизненная форма, тип стратегии растения, способность к вегетативному и семенному размножению, экологические условия обитания, тип покоя семян, их

жизненность и разнокачественность, время изоляции экспланта с учетом сезонного ритма развития растений, возрастное состояние растения-донора и его физиологический возраст, эндогенное содержание гормонов в экспланте и т.п.).

Рекомендовано в качестве дополнительного источника сырья *R. rosea* использовать корневища и корни интродуцированных растений и растений-регенерантов *R. iremelica*, обладающие стимулирующими, адаптогенными и антиоксидантными свойствами. Рекомендовано учитывать бифункциональные свойства салидрозида при использовании его в фармакопее.

Однако несмотря на достаточно полное исследование особенностей биологии *R. iremelica*, многие вопросы остаются открытыми. Например, каков вклад разных в половом отношении особей в репродукцию вида, каковы связанные с условиями обитания особенности эмбриологии, анэкологии, репродуктивной биологии, биохимии и физиологии вида, как влияют экологические условия обитания на способы и типы опыления и как связан с этим уровень инбридинга и гетерозиготности особей в популяциях и т.д. Ответы на эти и многие другие вопросы еще предстоит получить – при условии сохранения этого эндемичного и уникального вида.

ЛИТЕРАТУРА

- Андреева В.Н. Особенности распространения и экологии *Rhodiola rosea* L. в условиях Мурманской области // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. VIII симпози. Пленар. докл.: ботаника, лесоведение и лесоводство, интродукция и зеленое строительство. Апатиты: Кол. фил. АН СССР, 1979. С. 19–20.
- Андреева В.Н., Похилько А.А., Царева В.Т. Сем. *Crassulaceae* – толстянковые // Биологическая флора Мурманской области. Апатиты, 1987. С. 21–39.
- Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР: (Атлас) / Под ред. В.М. Шмидта. 2-е изд., испр. Л.: Изд-во ЛГУ, 1990. 224 с.
- Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М.: Наука, 1976. С. 160–161.
- Базюк О.Ф., Баранецкий Г.Г., Федяй Л.В. Микроразмножение родиолы розовой // Изучение онтогенеза природных и культурных флор в ботанических садах Евразии. Тез VII Междунар. конф. Киев, 1994. С. 6–8.
- Байрамгулов Н.Р. Пространственное размещение особей разного пола в популяции родиолы ирмельской // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы докладов молодежной конференции (15–17 апреля 2003 г., г. Сыктывкар). Сыктывкар, 2003. С. 19–21.
- Байрамгулов Н.Р. Генетическая структура популяций родиолы ирмельской (*Rhodiola iremelica* Boriss.) на Южном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2004. 20 с.
- Барабой В.А. Растительные фенолы и здоровье человека. М.: Наука, 1984. 160 с.
- Баранова М.А. Классификация морфологических типов устьиц // Ботан. журн. 1985. Т. 70, № 12. С. 1585–1595.
- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г. и др. Основы микротехнических исследований в ботанике. Справоч. руководство. М.: Наука, 2000. 110 с.
- Батыгина Т.Б. Хлебное зерно. Л.: Наука, 1987. 103 с.
- Бачаров Д.С. Структурная адаптация листа *Rhodiola rosea* L. разного происхождения // Актуальные проблемы биологии и экологии: Материалы VIII Молодеж. науч. конф. Сыктывкар, 2002. С. 188–191.
- Бейдеман И.Н. Изучение фенологии растений // Полевая геоботаника. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 333–366.
- Беленький М.Л. Элементы количественной оценки фармакологического эффекта. Л., 1954. 54 с.
- Беспалова В.Г., Борисова И.В. Фенологические наблюдения в степных сообществах с учетом морфологии и биологии растений // Ботан. журн. 1963. Т. 48, № 9. С. 1271–1281.
- Биотехнология растений: Культура клеток. М.: Агропромиздат, 1989. 280 с.
- Большаков Г.Ф., Ватато В.С., Агрест Ф.Б. Ультрафиолетовые спектры гетероорганических соединений. М.: Наука, 1968. 498 с.
- Бондарцев А.С. Шкала цветов: Пособие для биологов при научных и научно-прикладных исследованиях. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 27 с.
- Борисова А.Г. Семейство Толстянковых – *Crassulaceae* DC. // Флора СССР. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1939. Т. 9. С. 8–39.

Борисова А.Г. Конспект системы сем. *Crassulaceae* флоры СССР // Новости систематики высш. растений. Л., 1970. Т. 6. С. 112–121.

Борисовская Г.М. Анатомо-систематическое исследование некоторых представителей семейства *Crassulaceae* DC. // Вестн. ЛГУ. Биология. 1960. Т. 24, № 4. С. 159–162.

Бреслина И.П. Уникальность орнитогенной растительности островов Белого и Баренцева морей // Охрана ботанических объектов на Крайнем Севере. Апатиты: Кол. фил. АН СССР, 1977. С. 88–102.

Бриттон Г. Биохимия природных пигментов. М.: Мир, 1986. 422 с.

Буболо Л.С. Сравнительный анализ ультраструктуры клеток хлоренхимы листа некоторых представителей флор о. Врангеля и Ленинградской области // Ботан. журн. 1984. Т. 69, № 11. С. 1482–1491.

Бутенко Р.Г. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. М.: Наука, 1964. 272 с.

Бутник А.А., Тимченко О.В. Строение эпидермы листьев видов семейства *Chenopodiaceae* // Ботан. журн. 1987. Т. 72, № 8. С. 1021–1030.

Бялт В.В. Анализ географического распространения толстянковых (*Crassulaceae*) в Евразии // Биологическое разнообразие и интродукция суккулентов: Материалы междунар. конф., посвящ. 300-летию Санкт-Петербурга и 290-летию Ботан. сада БИН РАН (Санкт-Петербург, 8–10 окт. 2004 г.). СПб.: Норд-Дизайн, 2004а. С. 118–120.

Бялт В.В. Анализ жизненных форм в семействе *Crassulaceae* // Там же. 2004б. С. 121–122.

Вайнагий И.В. Методика статистической обработки материала по семенной продуктивности растений на примере *Potentilla aurea* L. // Раст. ресурсы. 1973. Т. 9, вып. 2. С. 287–296.

Вайнагий И.В. Семенная продуктивность и всхожесть семян некоторых высокогорных растений Карпат // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 10. С. 1439–1451.

Вернигор Р.А., Лебедева В.В. Родиола розовая в экосистемах Северного Урала // Ботанические исследования на Урале. Свердловск, 1990. С. 16.

Виленский Е.Р. Полифенольные соединения и устойчивость растений к действию ионизирующих излучений // Проблемы и пути повышения устойчивости растений к болезням и экстремальным условиям среды в связи с задачами селекции. Л., 1981. Ч. 1. С. 134–135.

Ворошилов В.Н. Определитель Советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с.

Гамалей Ю.В. Экологическая дифференциация двудольных. II. Физиологический статус и роль в экосистемах // Успехи соврем. биологии. 2002. Т. 122, № 1. С. 73–83.

Гареев А.М. Реки и озера Башкортостана. Уфа: Китап, 2001. 260 с.

Гарифуллина Г.Г., Герчиков А.Я., Ишмуратова М.М., Павлова Т.А. Ингибирующая эффективность салидрозидов в реакциях радикально-цепного окисления изопропанола // Раст. ресурсы. 2000. Т. 36, вып. 3. С. 94–99.

Гарифуллина Г.Г., Ишмуратова М.М., Фахрутдинова Е.И., Герчиков А.Я. Антиокислительная активность экстрактов из корневищ и корней *Rhodiola rosea* L. и *R. iremelica* Boriss. // Там же. 1998. Т. 34, вып. 3. С. 69–74.

Говорухин В.С. Флора Урала. Свердловск, 1937. С. 316–317.

Гончарова С.Б. О таксономии представителей подсемейства *Sedoideae* (*Crassulaceae*) Российского Дальнего Востока. 2. Роды *Rhodiola* и *Orocotylis* // Ботан. журн. 2000. Т. 85, № 9. С. 120–128.

Горчаковский П.Л. Высокогорная растительность Яман-Тау – крупнейшей вершины Южного Урала // Там же. 1954. Т. 39, № 6. С. 827–841.

Горчаковский П.Л. Растительность горных тундр Урала. Свердловск, 1955. (Зап. Урал. геогр. о-ва СССР).

Горчаковский П.Л. Флора и растительность высокогорного Урала. Свердловск, 1966. 270 с. (Тр. / Ин-т экологии растений и животных УФАИ СССР; Вып. 48).

Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 284 с.

Горчаковский П.Л., Хохлова М.Г. Сравнительная оценка состояния популяций уральского эндемика *Lagotis uralensis* Schischk. на градиенте высотной поясности // Экология. 2001. № 5. С. 323–330.

Горчаковский П.Л., Шурова Е.А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья. М.: Наука, 1982.

Горышина Т.К. Экология растений. М., 1979. 368 с.

Государственная фармакопея СССР. Вып. 2: Общие методы анализа. Лекарственное растительное сырье. Корневища и корни родиолы розовой. Ст. 75. М.: Медицина, 1990. С. 364–366.

Далька И.В. Эколого-физиологические и морфологические характеристики *Rhodiola rosea* L. из арктической и уральской частей ареала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2002. 22 с.

Демидов И.Н. Использование растительных антиоксидантов для повышения стойкости к окислительной порче майонеза // Кинетика радикальных жидкофазных реакций. Казань, 1995. С. 38.

Денисов Е.Т. Константы скорости гомолитических жидкофазных реакций. М., 1971.

Денисов Е.Т. Современные представления о механизме действия ингибиторов окисления // Нефтехимия. 1976. Т. 16. С. 366–370.

Денисов Е.Т. Элементарные реакции ингибиторов окисления // Успехи химии. 1978. Т. 47, № 6. С. 1090–1118.

Денисов Е.Т., Мицкевич Н.И., Агабеков В.Е. Механизм жидкофазного окисления кислородсодержащих соединений. Минск, 1975. 250 с.

Дикорастущие полезные растения России / Отв. Ред. А.Л. Буданцев, Е.С. Лесновская. СПб.: СПХФА, 2001. 663 с.

Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: Иллюстрированный словарь: Учеб. пособие. М., 2002. 240 с.

Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.

Запесочная Г.Г. Строение флавоноидов из *Rhodiola algida* // Химия природных соединений. 1978. № 4. С. 519–520.

Запесочная Г.Г., Куркин В.А. Гликозиды коричневого спирта из корневищ *Rhodiola rosea* // Там же. 1982а. № 6. С. 723–727.

Запесочная Г.Г., Куркин В.А. Флавоноиды и диннамилгликозиды корневищ *Rhodiola rosea* // 4-й Всесоюз. симпозиум по фенольным соединениям: Тез. докл. Ташкент, 1982б. С. 32–33.

Запесочная Г.Г., Куркин В.А. Флавоноиды корневищ *Rhodiola rosea*. II Флаволигнан и гликозиды гербацетина // Химия природных соединений. 1983. № 1. С. 23–32.

Запрометов М.Н. Основы биохимии фенольных соединений. М.: Высш. шк., 1974. 214 с.

Запрометов М.Н. Фенольные соединения растений и биогенез // Биологическая химия. М.: ВИНТИ СССР, 1988. С. 188. (Итоги науки и техники; Т. 27)

Запрометов М.Н. О функциональной роли фенольных соединений в растениях // Физиология растений. 1992. Т. 39, вып. 6. С. 1197–1207.

Запроматов М.Н. Фенольные соединения: распространение, метаболизм и функции в растениях. М.: Наука, 1993. 272 с.

Заугольнова Л.Б., Денисова Л.В., Никитина С.В. Подходы к оценке состояния ценопопуляций растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98, вып. 5. С. 100–108.

Заугольнова Л.Б., Никитина С.В., Денисова Л.В. Типы функционирования популяций редких видов растений // Там же. 1992. Т. 97, вып. 3. С. 80–91.

Злобин Ю.А. Принципы и методы ценологических популяций растений. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1989а. 146 с.

Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботан. журн. 1989б. Т. 74, № 6. С. 769–781.

Иванова Л.А., Пьянков В.И. Влияние экологических факторов на структурные показатели мезофилла листа // Там же. 2002. Т. 87, № 12. С. 17–28.

Игошина К.Н. Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л., 1966. С. 135–223.

Ільїнська А.П. Анатомічні особливості *Sempervivum ruthenicum* Schnittsp. et C.B. Lehm та *Rhodiola rosea* L. (*Crassulaceae*) // Укр. ботан. журн. 1990. Т. 47, № 3. С. 24–28.

Иосебидзе Н.И. Атлас-определитель всходов лекарственных растений. Тбилиси: Мецниереба, 1981. 83 с.

Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. К оценке виталитета ценопопуляций *Rhodiola iremelica* Boriss. по размерному спектру // Материалы VI Всероссийского популяционного семинара “Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии”. Нижний Тагил, 2004а. С. 80–85 (Учен. зап. НТГСПА).

Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценологические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии: Материалы VII Всерос. популяц. семинара. Сыктывкар, 2004б. Ч. 2. С. 113–120.

Ишбирдин А.Р., Муллагулов Р.Ю., Янтурин С.И. Растительность горного массива Иремель: синтаксономия и вопросы охраны. Уфа: Принт, 1996. 109 с.

Ишмуратова (Бикметова) М.М. Размножение родиолы розовой в культуре изолированных тканей // Изучение и рациональное использование природных ресурсов. Уфа, 1991. С. 70.

Ишмуратова М.М. Биологические и химические особенности, культура тканей *Rhodiola rosea* L. и *Rhodiola iremelica* Boriss. и возможность их интродукции в Башкортостан (на примере г. Уфы): Дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 1996. 260 с.

Ишмуратова М.М. Клональное микроразмножение *Rhodiola rosea* L. и *R. iremelica* Boriss. in vitro // Раст. ресурсы. 1998а. Т. 34, вып. 1. С. 12–23.

Ишмуратова М.М. Сравнительная фармакологическая оценка сырья растений-регенерантов *Rhodiola rosea* L. и *R. iremelica* Boriss., полученных в культуре in vitro, и сырья дикорастущей *R. rosea* // Там же. 1998б. Т. 34, вып. 2. С. 72–77.

Ишмуратова М.М. Использование культуры тканей для размножения редких и исчезающих видов растений // Биологические науки в высшей школе. Проблемы и решения. Бирск: Бирск. пед. ин-т, 1998в. С. 41–44.

Ишмуратова М.М. О фармакологических и экологических свойствах видов рода *Rhodiola*, определяемых их химическим составом // Вестн. Башк. гос. ун-та. 2001. Вып. 2. № 2. С. 74–76.

Ишмуратова М.М. *Rhodiola iremelica* (*Crassulaceae*) на Южном Урале // Ботан. журн. 2002а. Т. 87, № 5. С. 38–50.

Ишмуратова М.М. Влияние экстрактов родиолы розовой на развитие эксплантов родиолы розовой и иремельской в условиях in vitro // Биотехнология. 2002б, № 6. С. 52–56.

Ишмуратова М.М. *Rhodiola iremelica* Boriss. на Южном Урале: Экологические, биологические, биохимические, ценопопуляционные особенности, тактики и стратегии выживания, воспроизводство и вопросы охраны: Дис. ... д-ра биол. наук. Пермь, 2004а. 322 с.

Ишмуратова М.М. Оценка состояния ценопопуляций *Rhodiola iremelica* (*Crassulaceae*) на Южном Урале. 1. Численность, плотность, возрастной и половой состав // Раст. ресурсы. 2004б. Т. 40, вып. 4. С. 18–29.

Ишмуратова (Бикметова) М.М., Байбурина Р.К. Размножение in vitro родиолы розовой // Генетика, селекция и биотехнология лесных древесных и травянистых растений. Уфа, 1993. С. 97–100.

Ишмуратова М.М., Ишбирдин А.Р. К оценке состояния и природоохранной значимости ценопопуляций редких видов // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сб. материалов Всерос. науч. конф. (18–24 сент. 2004 г., г. Йошкар-Ола). Йошкар-Ола: Мар. гос. ун-та. 2004. С. 150–151.

Ишмуратова М.М., Лихонос Т.А. Некоторые особенности адаптации видов р. Родиола к условиям высокогорий // Экология и охрана окружающей среды. Пермь, 1995. С. 56–57.

Ишмуратова М.М., Сацыперова И.Ф. Начальные этапы онтогенеза и некоторые биологические особенности развития *Rhodiola rosea* L. и *R. iremelica* Boriss., интродуцированных в Башкирию // Раст. ресурсы. 1998. Т. 34, вып. 1. С. 3–11.

Казаринова Н.В. Вопросы биологии и экологии родиолы розовой на Алтае (хребет Холзун): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 1975. 22 с.

Казаринова Н.В. Эколого-биологические особенности родиолы розовой в Горном Алтае // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1977, № 15, вып. 3. С. 38–43.

Калинин Ф.Л., Сарнацкая В.В., Полищук В.Е. Методы культуры тканей в физиологии и биохимии растений Киев: Наук. думка, 1980. 488 с.

Кальченко В.А., Калабушкин Б.А., Рубанович А.В. Хроническое облучение как экологический фактор, влияющий на генетическую структуру популяций // Генетика. 1991. Т. 27, № 4. С. 676–684.

Кальченко В.А., Шевченко В.А., Рубанович А.В., Колобовников Т.М. Изменчивость изоферментов лейцинаминопептидазы в популяциях *Centaurea scabiosa* L., обитающих в разных экологических условиях // Там же. 1983. Т. 19, № 8. С. 1244–1250.

Капралов М.В. Три группы популяций камнеломки *Saxifraga cernua* (*Saxifragaceae*) на Урале: Репродуктивные стратегии и генетическое разнообразие // Природные и городские экосистемы: проблемы изучения биоразнообразия: Сб. ст. участников молодежн. семинара, Екатеринбург, 9–11 апр. 2002 г. Екатеринбург, 2003. С. 71–75.

Капралов М.В. Аллозимный полиморфизм и репродуктивная биология плейстоценового реликта *Saxifraga cernua* (*Saxifragaceae*) на Южном Урале // Методы популяционной биологии: Материалы VII Всерос. популяц. семинара. Сыктывкар, 2004. С. 152–154.

Катаева Н.В., Аветисов В.А. Клональное микроразмножение растений в культуре клеток растений. М.: Наука, 1981. С. 137–149.

Кафтанат В.Н., Бодруг М.В., Флоря В.Н. Ускоренное размножение родиолы розовой в Молдавии // Вторая Респ. конф. по мед. ботанике. Киев, 1988а. С. 64.

Кафтанат В.Н., Шевцова Г.Г., Коев Г.В. Микроразмножение родиолы розовой в культуре in vitro // Биология культивируемых клеток и биотехнология. Новосибирск, 1988б. С. 364.

Ким Е.Ф. Опыт выращивания родиолы розовой в низкогорьях Алтая // Раст. ресурсы. 1976. Т. 12, вып. 4. С. 583–590.

Ким Е.Ф. Эколого-биологические основы интродукции родиолы розовой *Rhodiola rosea* L. (сем. *Crassulaceae*) в предгорьях Алтая: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1977. 20 с.

Ким Е.Ф. Родиола розовая (золотой корень) сем. Толстянковых и биологические основы введения ее в культуру: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1999. 32 с.

Кириченко Е.Б., Руденко С.С., Баглай Б.М., Масикевич Ю.Г. Культура изолированных листьев родиолы розовой *in vitro* // Бюл. ГБС РАН. 1994. Вып. 169. С. 50–54.

Кожевников Ю.П. Заметки о р. *Rhodiola* и *Sedum* (*Crassulaceae*) // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 3. С. 414–423.

Котелина Н.С., Фролов Ю.М. Золотой корень: Родиола розовая – северный женьшень. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1997. 40 с.

Котов М.И. Высокогорная флора и растительность Южного Урала // Сов. ботаника. 1947. Т. 15, № 3. С. 145–146.

Красная книга Башкирской АССР. Уфа: Башк. книж. изд-во, 1984. 212 с.

Красная книга Республики Башкортостан. Т. 1. Редкие и исчезающие виды высших сосудистых растений. Уфа: Китап, 2001. 280 с.

Краснов Е.А. Флавоноиды *Rhodiola litvinovii* // Химия природ. соединений. 1979, № 6. С. 851–852.

Краснов Е.А. Сем. *Crassulaceae* – Толстянковые // Растительные ресурсы СССР. Л., 1990. С. 192–207.

Краснов Е.А., Демиденко Л.А. Новые флавонолгликозиды *Rhodiola algida* // Химия природ. соединений. 1979, № 3. С. 404–405.

Краснов Е.А., Демиденко Л.А. Флавонолгликозиды *Rhodiola krylovii* // Там же. 1984, № 1. С. 106–107.

Краснов Е.А., Демиденко Л.А., Пирожкова Н.М. Флавонолгликозиды растений видов родиолы и проломник // 4-й Всесоюз. симпозиум по фенольным соединениям: Тез. докл. Ташкент, 1982. С. 38–39.

Краснов Е.А., Куваева В.Б., Хоружая Т.Г. Хемосистематическое исследование видов *Rhodiola* L. // Раст. ресурсы. 1978. Т. 14, вып. 2. С. 153–160.

Краснов Е.А., Саратиков А.С., Суров Ю.П. Растения семейства Толстянковых. Томск, 1979. 207 с.

Кричковская Л.В., Донченко Г.В., Чернышов С.И. и др. Природные антиоксиданты: (Биотехнологические, биологические и медицинские аспекты). Харьков: Модель Вселенной, 2001. 376 с.

Крупнов В.А. Генная мужская стерильность цветковых растений // Цитология и генетика. 1969. Т. 3, № 5. С. 456–465.

Крупнов В.А. Генная и цитоплазматическая мужская стерильность растений. М.: Колос, 1973. С. 270–275.

Крючков В.А., Бердник П.П., Зотов Б.В. и др. Выращивание родиолы розовой на Среднем Урале // Информ. листок. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1986, № 56/86. С. 1–4.

Крылов П.Н. Флора Западной Сибири. Томск. 1931. Т. 6. С. 1229–1348.

Кудоярова Г.Р., Веселов С.Ю., Еркеев М.И. и др. Иммуноферментное определение содержания индолилуксусной кислоты в семенах кукурузы с использованием меченых тел // Физиология растений. 1986. Т. 33, № 6. С. 1221–1227.

Кудоярова Г.Р., Веселов С.Ю., Каравайко Н.Н., Машков И.Е. и др. Иммуноферментная тест-система для определения цитокининов // Там же. 1989. Т. 37, № 1. С. 80–89.

Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. Морфофизиологический анализ этапов органогенеза различных жизненных форм покрытосеменных растений. М.: Высш. шк., 1973. 256 с.

Куркин В.А., Запесочная Г.Г., Горбунов Ю.Н. и др. Химическое исследование некоторых видов родов *Rhodiola* L. и *Sedum* L. и вопросы их хемосистематики // Раст. ресурсы. 1986. Т. 22, вып. 3. С. 310–319.

Куркин В.А., Запесочная Г.Г., Кирьянов А.А. и др. О качестве сырья родиолы розовой // Хим.-фарм. журн. 1989. Т. 23. № 11. С. 1364–1367.

Куркин В.А., Запесочная Г.Г., Клязника В.Г. Флавоноиды корневищ *Rhodiola rosea*. I. Гликозиды трицина // Химия природ. соединений. 1982, № 5. С. 581–584.

Куркин В.А., Запесочная Г.Г., Шавлинский А.Н. Флавоноиды корневищ *Rhodiola rosea* L. // Там же. 1984, № 3. С. 390.

Куркин В.А., Запесочная Г.Г., Шавлинский А.Н. Терпеноиды корневищ *Rhodiola rosea* // Там же. 1985, № 5. С. 632–636.

Куркин В.А., Космынин А.С., Авдеева Е.В. Термический анализ корневищ родиолы розовой // Фармация. 1992. Т. 41, № 1. С. 67–69.

Кучеров Е.В. Охрана редких лекарственных и дикорастущих растений в высокогорьях Южного Урала (в пределах Башкирии) // Девятое Всесоюз. совещ. по изуч., использованию и охране растит. мира высокогорий. Владивосток, 1985. С. 166–167.

Кучеров Е.В., Мулдашев А.А., Галеева А.Х. Охрана редких видов на Южном Урале. М.: Наука, 1987.

Кучеров Е.В., Мулдашев А.А., Галеева А.Х. Ботанические памятники природы Башкирии. Уфа, 1991. 144 с.

Лавриненко И.А., Ткаченко К.Г., Елсаков В.В. Популяционная и межвидовая изменчивость двух видов рода *Rhodiola* (*Crassulaceae*) в условиях Арктики // Ботан. журн. 1998. Т. 33, № 9. С. 63–70.

Левина Л.В., Гукасов В.М., Крендаль Ф.П. К оценке соотношения между антигипоксическим и антиокислительным действием препаратов родиолы розовой // Новые лекарственные препараты из растений Сибири и Дальнего Востока. Томск, 1989, № 2. С. 94.

Лихонос Т.А. Кариологические исследования четырех видов родиол // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. СПб., 1995. С. 77–78.

Лихонос Т.А., Калайшник Н.А. Исследование кариотипа родиолы розовой // Механизмы поддержания биологического разнообразия. Екатеринбург, 1995. С. 91–92.

Лихонос Т.А., Калайшник Н.А. Карисистематическое изучение некоторых видов рода *Rhodiola* (*Crassulaceae*) // Ботан. журн. 1999. Т. 84, № 11. С. 107–113.

Лысенко Е.А., Абрамов В.И., Шевченко В.А. Влияние хронического облучения на генетическую структуру природных популяций *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Генетика. 2000. Т. 36, № 9. С. 1241–1250.

Лысенко Е.А., Кальченко В.А., Шевченко В.А. Изменчивость полиморфных систем *Centaurea scabiosa* L. под действием хронического облучения // Радиационная биология. Радиоэкология. 1999. Т. 39, № 6. С. 623–629.

Мазуренко М.Т. Биоморфологические адаптации растений Крайнего Севера. М.: Наука, 1986. 209 с.

Максимов О.Б., Горовой П.Г., Кривошенина О.Е. и др. Распространение антиоксидантов среди травянистых цветковых растений Приморского края // Раст. ресурсы. 1985. Т. 21, вып. 4. С. 426–431.

Максимов О.Б., Горовой П.Г., Чумак Г.Н. Содержание антиоксидантов в семенах некоторых видов флоры Приморского края // Там же. 1990. Т. 26, вып. 4. С. 487–498.

Марина Т.Ф., Алексеева Л.П. Влияние препаратов золотого корня на двигательную активность животных и некоторые показатели функционального состояния головного и спинного мозга // Лекарственные растения Дальнего Востока. Владивосток, 1973. Вып. 11. С. 152–156.

Маслова Н.В., Абрамова Л.М., Крюкова А.В. Опыт интродукции редкого вида Башкортостана родиолы ирмельской // Тез. докл. Регион. науч.-практ. конф. “Проблемы сохранения биоразнообразия на Южном Урале” (13–14 мая 2004 г., г. Уфа). Уфа, 2004. С. 139–140.

Методы культивирования растительных объектов *in vitro*. Киев, 1988. 50 с.
Минаева В.Г. Лекарственные растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1991. 431 с.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии. М.: Наука, 1989. 223 с.

Мирошников Е.А., Кравкина И.М. Сравнительная анатомия листа растений, произрастающих в горах на разных высотах // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 3. С. 368–374.

Мишуров В.П., Скупченко Л.А., Носкова З.А. Распространение и характеристики родиолы розовой Приполярного Урала (верховья р. Кожым) // Интродукция растений на европейском северо-востоке. Сыктывкар, 1995. С. 58–64.

Морозова Л.М., Степанова А.В., Магомедова И.А. Эколого-фитоценологическая приуроченность, возрастной состав ценопопуляций и запас корневищ *Rhodiola rosea* L. на Приполярном Урале // Раст. ресурсы. 1997. Т. 33, вып. 1. С. 3–15.

Москвица Э.В. Жизненные формы *Rhodiola rosea* (Crassulaceae) в различных местах обитания // Тез. докл. 6-го Делегат. съезда Всесоюз. ботан. о-ва. Л., 1978. С. 126–127.

Мукастанов А.Х. Горно-лесные почвы Башкирской АССР. М.: Наука, 1982. 148 с.

Мукастанов А.Х. Введение в изучение биогеоценозов Южного Урала. Уфа: БФАН СССР, 1986. 132 с.

Мукастанов А.Х. Ландшафты и почвы Башкортостана. Уфа: БНЦ УрО РАН, 1992. 120 с.

Мулдашев А.А. Редкие растения высокогорного Южного Урала // Редкие виды растений Южного Урала, их охрана и использование. Уфа, 1985. С. 49–57.

Мулдашев А.А., Галеева А.Х., Абрамова Л.М. Состояние природных популяций эндемика Урала родиолы ирмельской и вопросы его охраны // Тез. докл. Регион. науч.-практ. конф. “Проблема сохранения биоразнообразия на Южном Урале” (13–14 мая 2004 г., г. Уфа). Уфа, 2004. С. 169–170.

Национальная стратегия по сохранению биоразнообразия России. М.: РАН, МПР РФ, 2001. 30 с.

Некратова Н.А., Краснов Е.А., Некратов Н.Ф., Михайлова С.И. Изменение количественного содержания салидрозидов и дубильных веществ в подземных органах *Rhodiola rosea* L. в естественных местообитаниях на Алтае // Раст. ресурсы. 1992. Т. 28, вып. 4. С. 40–48.

Некратова Н.А., Некратов Н.Ф., Михайлова С.И., Серых Г.И. Лекарственные растения Кузнецкого Алатау: Ресурсы и биология. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1991. 268 с.

Некратова Н.А., Некратова М.Н., Свиридова Т.П., Letcham W. Заметки о современном состоянии ресурсов *Rhodiola rosea* L. // Междунар. конф.: Генетические ресурсы лекарственных растений: Сб. науч. тр.: В 2 т. М.: ВИЛАР, 2004. Т. 1. С. 57–59

Никитченко Ю.В., Падалко В.И., Дзюба В.Н. и др. Растительные препараты – потенциальные геропротекторы // Тез. докл. Междунар. науч.-практ. конф. (20–25 мая 2002 г., г. Алушта) “Новые технологии получения и применения биологически активных веществ”. Симферополь: КНЦ, 2002. С. 224.

Нухимовский Е.Л. Экологическая морфология некоторых лекарственных растений в естественных условиях их произрастания // Раст. ресурсы. 1974. Т. 10, вып. 4. С. 499–516.

Нухимовский Е.Л. Особенности экологической морфологии алтайских видов р. *Rhodiola* L. // Ресурсы дикорастущих лекарственных растений. М., 1975. С. 221–226.

Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1. Теория организации биоморф. М., 1997. 630 с.

Нухимовский Е.Л., Климакин Г.И. Опыт-производственные испытания родиолы розовой // Обзор. информ. Сер. Лекарств. растениеводство. М., 1985, вып. 1. С. 36–39.

Нухимовский Е.Л., Юрцева Н.С., Юрцев В.Н. Биоморфологические особенности *Rhodiola rosea* L. при выращивании (Московская область) // Раст. ресурсы. 1987. Т. 23, вып. 4. С. 489–501.

Определитель высших растений Башкирской АССР. М.: Наука, 1989. 375 с.

Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М.: Наука, 1994. 525 с.

Остроумова Т.А. Структура эпидермы листа некоторых видов рода *Elaeosticta* (Umbellifera) // Ботан. журн. 1985, № 12. Т. 70. С. 1625–1628.

Падалко В.И., Никитченко Ю.В., Козлова Е.В. Влияние растительных антиоксидантов на продолжительность жизни разных линий *Drosophila melanogaster* // Биол. вестн., 2003. Т. 7, № 1/2. С. 92–97.

Паланов А.В. Морфолого-анатомическая характеристика среднеазиатских родов сем. Толстянковых в связи с их систематикой // Тез. 2-й Молодеж. конф. ботаников Ленинграда. Л., 1988. С. 75–76.

Паланов А.В. Морфолого-анатомическая характеристика среднеазиатских родов сем. Crassulaceae DC. в связи с их систематикой: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1989. 16 с.

Пангарова Т.Т., Запесочная Г.Г. Строение флавоноидов из *Rhodiola algida* // Химия природ. соединений. 1975, № 6. С. 712–720.

Паутова И.А. Значимость изучения первых этапов онтогенеза для таксономии р. *Rhodiola* L. // Изучение онтогенеза интродуцированных видов природных флор в ботанических садах. Киев, 1992. С. 139–140.

Паутова И.А. Онтогенез и возможность интродукции в Санкт-Петербург видов р. *Rhodiola* L., перспективных для использования в пищевой и фармакологической промышленности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1993. 20 с.

Паутова И.А. Основные черты строения листа в р. *Rhodiola* L. // Биологическое разнообразие. Интродукция растений: Тез. докл. I Междунар. науч. конф. СПб., 1995. С. 67–68.

Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1970. 255 с.

Пережогин Ю.В. Онтогенез, структура популяций и перспективы использования *Rhodiola rosea* L. на Северном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1995. 24 с.

Петров С.А., Шутяев А.М. Использование обобщенного расстояния Махаланобиса для изучения популяционной структуры видов лесных древесных растений // Современные методы лесной генетики и селекции. Воронеж, 1984. С. 5–15.

Петровский В.В. Сем. Crassulaceae DC. Толстянковые // Арктическая флора. Л., 1984. Т. 1, вып. 9. С. 9–18.

Позолотина В.Н., Сарапульцев И.Е., Ульянова Е.В. Изменчивость ферментных систем одуванчика лекарственного (*Taraxacum officinale* s.l.) в условиях радиоактивного стресса // Методы популяционной биологии: Материалы VII Всерос. популяц. семинара. Сыктывкар, 2004. Ч. 2. С. 180–183.

Положий А.В., Ревякина Н.В. Биология развития золотого корня в районе Катунского хребта (Алтай) // Раст. ресурсы. 1976. Т. 12, вып. 1. С. 53–59.

Положий А.В., Ревякина Н.В., Ким Е.Ф., Свиридова Т.П. Родиола розовая, золотой корень *Rhodiola rosea* L. // Биология растений Сибири, нуждающихся в охране. Новосибирск, 1985. С. 85–114.

Положий А.В., Суров Ю.П. Ареалы, фитоценотическая приуроченность и прогноз запасов левзеи сафлоровидной и родиолы розовой в Южной Сибири // Ресурсы дикорастущих лекарственных растений СССР: Материалы Всесоюз. науч.-техн. совещ. по изуч. и использованию запасов дикорастущих лекарств. растений, ВИЛР, 25–27 марта 1970 г. М., 1972. С. 113–116.

Положий А.В., Суров Ю.П. Род *Rhodiola* в Южной Сибири // Ареалы растений флоры СССР. Л., 1976, вып. 3. С. 170–173.

Пономарев А.И. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.; Л.: АН СССР, 1960. Т. 2. С. 9–19.

Попадюк Р.В., Коротков В.Н., Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б. Популяционные критерии. Критерии структурной полнотности лесных массивов // Критерии и методы формирования экологической сети природных территорий. 2-е изд. М.: Центр охраны дикой природы СЭС, 1999. Вып. 1. С. 15–23.

Почвы Башкирии. Уфа: Башк. кн. изд-во, 1973. Т. 1. 458 с.

Почвы Горно-Алтайской автономной области. Новосибирск: Наука, 1973. 350 с.

Путенихин В.П., Фарукишина Г.Г., Шигапов З.Х. Лиственница Сукачева на Урале: Изменчивость и популяционно-генетическая структура. М.: Наука, 2004. 276 с.

Пушкарев Г.Н., Оксененко Б.К. Опыт интродукции золотого корня (*Rhodiola rosea* L.) в зоне западного участка БАМ // Проблемы освоения лекарственных ресурсов Сибири и Дальнего Востока: Тез. докл. Всесоюз. конф. (18–20 октября 1983 г. Новосибирск). Новосибирск, 1983. С. 60–61.

Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3, Геоботаника. 1950, вып. 3. С. 7–204.

Работнов Т.А. Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений // Полевая геоботаника. М.; Л.: АН СССР, 1960. Т. 2. С. 141–149.

Раменский Л.Г. Избранные работы. Л.: Наука, 1971. 334 с.

Ревина Т.А., Краснов Е.А. Биологические особенности и химический состав родиолы перистонадрезной в условиях культуры // Растит. ресурсы. 1975, вып. 1. С. 119–123.

Ревина Т.А., Краснов Е.А., Свиридова Т.П. и др. Биологические особенности и химический состав *Rhodiola rosea* L., выращиваемой в Томске // Там же. 1976, вып. 3. С. 355–360.

Ревякина Н.В. К изучению биологических особенностей и запасов золотого корня и марьяльного корня в Центральном Алтае // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1973. Вып. 2, № 10. С. 58–64.

Рекомендации по изучению онтогенеза интродуцированных растений в ботанических садах СССР. Киев, 1990. 184 с.

Рогинский В.А. Фенольные антиоксиданты. Реакционная способность и эффективность. Киев, 1976.

Рождественский А.П., Журенко Ю.Е. и др. Геоморфологическое районирование и неотектоника Южного Урала и Приуралья // Материалы по геоморфологии и новейшей тектонике Урала и Поволжья. Уфа, 1974. С. 11.

Розанова М.А. Проблемы пола у высших растений // Теоретические основы селекции растений. М.; Л.: Сельхозгиз, 1935. Т. 1. С. 145–192.

Ростова Н.С. Корреляции: Структура и изменчивость. СПб.: СПб. ун-та, 2002. 308 с.

Рылова М.Л. Методы исследования хронического действия факторов среды в эксперименте. Л.: Медицина, 1974. 228 с.

Саратиков А.С., Краснов Е.А. Родиола розовая – ценное лекарственное растение: золотой корень. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1987. 254 с.

Саратиков А.С., Краснов Е.А. Родиола розовая (золотой корень). 4-е изд., перераб. и доп. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2004. 292 с.

Сацыперова И.Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. Л.: Наука, 1984. 223 с.

Сацыперова И.Ф., Ишмуратова М.М., Авдеева Е.В. и др. Химический состав корневищ *Rhodiola immelica* Boriss., интродуцированной в Башкирии // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. СПб. 1995а. С. 166–167.

Сацыперова И.Ф., Куркин В.А., Запесочная Г.Г., Паутова И.А. Химический состав корневищ *R. arctica* Boriss., интродуцированной в Ленинградскую область // Раст. ресурсы. 1991. Т. 28, вып. 4. С. 55–60.

Сацыперова И.Ф., Куркин В.А., Запесочная Г.Г. и др. Химический состав корневищ *R. linearifolia* Boriss., интродуцированной в Санкт-Петербург // Там же. 1995б, № 31, вып. 2. С. 27–31.

Сацыперова И.Ф., Паутова И.А., Куркин В.А., Запесочная Г.Г. Биологически активные вещества корневищ *Rhodiola rosea* L., интродуцированной в Санкт-Петербург // Там же. 1993. Т. 29. Вып. 2. С. 26–31.

Сацыперова И.Ф., Рабинович А.М. Проект общесоюзной программы исследований по интродукции лекарственных растений // Там же. 1990. Т. 26, вып. 4. С. 587–597.

Свиридова Т.П. Введение в культуру родиолы перистонадрезной в лесной зоне Западной Сибири // Бюл. Сиб. ботан. сада. Томск, 1980, вып. 12. С. 35–42.

Свиридова Т.П., Ревина Т.А. Агротехника возделывания родиолы розовой. М.: ГосЦНТИ, 1978, № 8. С. 8–9.

Семиков В.Ф. Хемосистематика и ее положение в систематике // Журн. общ. биологии. 1991. Т. 52, № 5. С. 635–645.

Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 390 с.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: (Жизненные формы покрытосеменных и хвойных). М.: Высш. шк., 1962. 377 с.

Соболевская К.А. Исчезающие растения Сибири в интродукции. Новосибирск: Наука, 1985. 156 с.

Соболевская К.А. Интродукция растений в Сибири. Новосибирск: Наука, 1991. 183 с.

Соболевская К.А., Минаева В.Г. К изучению флоры Алтая как источника флавоновых веществ // Изв. СО АН СССР. 1961. № 4. С. 68–72.

Справочник по климату СССР, вып. 9/11. Л.: Гидрометеиздат, 1975. 362 с.

Степанов Э.В., Крылов Г.В. Золотой корень высокогорных районов Кузбасса // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1973, № 2, вып. 10. С. 53–58.

Стратегия ботанических садов России по сохранению биоразнообразия растений. М., 2003. 32 с.

Стратегия сохранения редких видов России: Проект. М.: НИА, 2000. 56 с.
Суров Ю.П. Продуктивность золотого корня на территории Северо-Восточного Алтая // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1965. Т. 8, № 2. С. 160.

Суров Ю.П. Запасы *Rhodiola rosea* L. в горах Алтая и Западных Саян // Успехи изучения лекарственных растений Сибири. Томск, 1973. С. 8–10.

Тахаев Х.Я. Природные условия и ресурсы Башкирской АССР. Уфа: Башк. кн. изд-во, 1959. 296 с.

Тихомиров Б.А. Пути и формы приспособления растений к среде Крайнего Севера // Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л.: Наука, 1973. С. 288–297.

Ткачик В.П. Короткий цикл онтоморфогенеза *Rhodiola rosea* L. // Изучение онтогенеза растений природных и культурных флор в ботанических учреждениях Евразии. Киев, 1994. С. 244–246.

Трулевич Н.В. Изучение возрастного состава популяций растений злаково-полюнных пастбищ и охрана их продуктивности // Вопросы географии. М., 1960. С. 202.

Тюлина Л. Материалы по высокогорной растительности Южного Урала // Изв. ГГО. 1931а, Т. 63, вып. 5/6. С. 453–499.

Тюлина Л. О явлениях, связанных с почвенной мерзлотой и морозным выветриванием на г. Ирмель (Южный Урал) // Там же. 1931б. Вып. 2/3. С. 124–144.

Тюрин Е.В. К методике определения семенной продуктивности видов сем. *Ariaceae* // Раст. ресурсы. 1984. Т. 20, вып. 4. С. 572–577.

Ульянова Е.В. Фенотипическая изменчивость признаков в ценопопуляциях одуванчика лекарственного в зоне восточно-уральского радиоактивного следа // Природные и городские экосистемы: Проблемы изучения биоразнообразия: Сб. ст. участников молодеж. семинара. Екатеринбург, 2003. С. 117–124.

Ульянова Е.В. Эколого-генетическая характеристика ценопопуляций *Taraxacum officinale* s.l. и *Plantago major* L. в условиях радионуклидного загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2005. 25 с.

Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1960. Т. 65, вып. 3. С. 77–92.

Фармакопейная статья. Корневища и корни родиолы розовой. ФС. 42-2126-83.
Фатхиев Ф.Ф., Фатхиева Г.Ф. Фенология родиолы ирмельской при интродукции // Ботанические исследования на Урале. Свердловск, 1990. С. 113.

Федоренко О.М. Изучение генетического разнообразия природных популяций растений и его значение для адаптации к экстремальным факторам среды: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 129 с.

Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Цветок. Л.: АН СССР, 1975. 349 с.

Федоров Ал.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Соцветия. Л.: АН СССР, 1979. 292 с.

Федоров Ал.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Лист. М.; Л.: АН СССР, 1956. 302 с.

Федоров Ал.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Стебель и корень. М.; Л.: АН СССР, 1962. 352 с.

Федоров Ал.А., Пименов М.Г. Хемосистематика, ее проблемы и практическое значение // Раст. ресурсы. 1967. Т. 3, вып. 1. С. 3.

Фирсова М.К. Методы исследования и оценки качества семян. М.: Наука, 1955. 375 с.

Флора Западной Сибири. Томск, 1961. Т. 12. С. 3316.

Фролов Ю.М. Особенности семенного возобновления *Rhodiola rosea* L. на Печорском Урале // Репродуктивная биология растений. Сыктывкар, 1998. С. 51–64.

Фролов Ю.М. Половой состав ценопопуляций *Rhodiola rosea* L. на Печорском Урале и в культуре // Репродуктивная биология редких исчезающих видов растений. Сыктывкар, 1999. С. 36–38.

Фролов Ю.М. Особенности возрастной структуры ценопопуляций *Rhodiola rosea* L. на юге Приполярье Урала в 1995 г. // Ботанические исследования на охраняемых природных территориях Европейского северо-востока. Сыктывкар, 2001. С. 50–61.

Фролов Ю.М., Далькэ И.В. Показатели внутривидового разнообразия генеративной сферы *Rhodiola rosea* L. арктического происхождения // Репродуктивная биология растений на Севере. Сыктывкар, 1999. С. 15–24.

Фролов Ю.М., Полетаева И.И. Устойчивость ценопопуляций родиолы розовой на Приполярье Урале // Освоение Севера и проблемы рекультивации. Сыктывкар, 1994. С. 107–117.

Фролов Ю.М., Полетаева И.И. Морфологические особенности и посевные качества семян *Rhodiola rosea* L. // Интродукция растений на Европейском северо-востоке. Сыктывкар, 1995. С. 43–57.

Фролов Ю.М., Полетаева И.И. Родиола розовая на Европейском северо-востоке. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 192 с.

Фролов Ю.М., Полетаева И.И. Биологический ритм прорастания семян *Rhodiola rosea* L. // Биологическое разнообразие. Интродукция растений (Материалы Второй Междунар. науч. конф., 20–23 апр. 1999 г., Санкт-Петербург). СПб., 1999. С. 390–391.

Фурст Г.Г. Методы анатомо-гистологического исследования растительных тканей. М.: Наука, 1979. 45 с.

Хазиев Ф.Х., Мукатапов А.Х., Хабилов И.К. и др. Почвы Башкортостана. Т. 1. Эколого-генетическая и агропроизводственная характеристика. Уфа: Гилем, 1995. 384 с.

Ходачек Е.А. Семенная продуктивность и урожай семян растений в тундрах Западного Таймыра // Ботан. журн. 1970. Т. 55, № 7. С. 995–1100.

Чайлахян М.Х., Хрянин В.Н. Гормональная регуляция появления пола у растений // Там же. 1980. Т. 65, № 2. С. 153–171.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: Мир и семья-95, 1995. 992 с.

Шарафутдинов М.И. Горные тундры массива Ирмель (Южный Урал) // Флористические и геоботанические исследования на Урале. Свердловск, 1983. С. 110–119.

Шевченко В.А., Печуренков В.Л., Абрамов В.И. Радиационная генетика природных популяций. М.: Наука, 1992. 221 с.

Шереметьев С.Н. Водный режим травянистых растений на градиенте влажности почвы. II. Дефицит водного насыщения // Ботан. журн. 2002. Т. 87, № 10. С. 54–73.

Шретер Г.Е., Куркин В.А., Космынин А.С., Авдеева Е.В. Термический анализ корневищ родиолы розовой // Фармация. 1992. Т. 41, № 1. С. 67–69.

Шурова Е.А. К флоре горы Ирмель (Южный Урал) // Флористические и геоботанические исследования на Урале. Свердловск, 1983. С. 62–75.

Цветаев А.А. Горы Иремель (Южный Урал): Физико-географический очерк. Уфа, 1960. 82 с.

Ценопопуляции растений: (Основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 217 с.

Ценопопуляции растений: (Очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 184 с.

Berger A. *Crassulaceae* // Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1930. S. 352–483.

Britton N.L., Roze J.N. New or note worthy North American *Crassulaceae* // Bull. N.Y. Bot. Gard. 1903. Vol. 3. P. 1–45.

Candolle A.P. de. *Crassulaceae* DC. // Prodrum systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1828. Vol. 3. P. 381–414.

Fedtschenko O.A. *Crassulaceae* DC. // Conspektus Flora Turcestanicae. Dresden, 1909. Bd. 3. S. 68–72.

Fröderström H. The genus *Sedum* L.: A systematic essay. Pt 1–4 // Acta Horti Gothob. 1930. Vol. 5, app. P. 1–75; 1931. Vol. 6, app. P. 1–111; 1932. Vol. 7, app. P. 1–125; 1935. Vol. 10, app.

Grime G.P. Plant strategies and vegetation processes. Chichester etc.: Wiley, 1979. 222 p.

Han X., Zhang T., Wie Y. et al. Separation of salidroside from *Rhodiola crenulata* by high-speed counter-current chromatography // J. Chromatogr. A. 2002. Vol. 971, N 1–2. P. 237–241.

Jansson C.A., Rechinger K.H. *Crassulaceae* DC. // Flora Iranica. 1970, N 72/30. P. 1–32.

Kang S., Wang J., Zhang J. et al. Quantitative analysis of salidroside and lotalaus-tralin in *Rhodiola* by gas chromatography // Zhongguo Zhong Yao Za Zhi. 1998. Vol. 23, N 6. P. 365–366, 384.

Karrer W. Konstitution und Vorkommen der organischen Pflanzenstoffe. Basel; Stuttgart, 1958. 230 s.

Koch L. Untersuchungen über die Entwicklung der *Crassulaceae* // Verh. natur-hist. Med. (Ver. Heidelberg N.F.). 1876. Bd. 1, N 4. S. 491–680.

Koch W.D. *Crassulaceae* // Synopsis der deutschen und schweizer. Flora. Leipzig, 1846. Aufl. 1/2. T. 1. S. 299–309.

Ledebour C.F. Flora Rossica. Stuttgart, 1844–1846. T. 2. P. 171–203.

Li H.B., Chen F. Preparative isolation and purification of salidroside from the Chinese medicinal plant *Rhodiola sachalinensis* by high-speed counter-current chromatography // J. Chromatogr. A. 2001. Vol. 932, N 1/2. P. 91–95.

Linne C. Species plantarum. Holmiae. Stockholm, 1753. 1700 p.

Litvay J.D., Johnson V.A., Verma D. et al. Conifer suspension culture medium development using analytical data from developing seeds // Inst. Chem. Technical Paper. Appleton, 1981, N 115. P. 1–17.

Mabry Y.J., Markham K.R., Thomas M.B. The systematic identification of flavonoids. B.; Heidelberg; N.Y., 1970. P. 35.

Mori A. Saggio monografico sulla struttura istologica delle *Crassulaceae* // N. G. bot. ital. 1879, N 11. P. 161.

Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue culture // Physiol. Plant. 1962. Vol. 15, N 13. P. 473–497.

Nakai T. On the Japanese species of the genus *Rhodiola* L. // J. Jap. Bot. 1938. Vol. 14, N 8. P. 491–508.

Napp-Zinn K. Anatomie des Blattes. II. Blatt-anatomie der Angiospermen. A. Entwicklungsgeschichtliche und topographische Anatomie der Angiospermen-blattes. Berlin; Stuttgart: Gebrüder Borntraeger, 1974. 519 p.

Ohba H. A revision of the eastern Himalayan species of the subgenus *Rhodiola* of the genus *Sedum* (*Crassulaceae*): The flora of eastern Himalaya // Bull. Univ. Mus. Tokyo. 1975, N 8. P. 283–362.

Ohba H. New or critical species of Asiatic *Sedoideae* // J. Jap. Bot. 1978. Vol. 53, N 9. P. 257–259.

Ohba H. A revision of the Asiatic species of *Sedoideae* (*Crassulaceae*) Pt. 2. *Rhodiola* (subgen. *Rhodiola*, sect. *Rhodiola*) // J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. Sect. 3. 1981. Vol. 13, N 2. P. 65–119.

Ohba H. Biogeography of the genus *Rhodiola* (*Crassulaceae*), with special reference to the floristic interaction between the Himalaya and Arctic region // Current aspects of biogeography in West Pacific and East Asian Regions. Tokyo, 1989. P. 115–133.

Porsild A.E. Illustrated flora of the Canadian Arctic Archipelago. Ottawa, 1957. 209 p. (Bull. Natur. Mus. Canada. Ser. 50; N 146).

Praeger R.L. On the affinities of *Sedum Praegerianum* W.W. Sm., with a tentative classification of the section *Rhodiola* // Trans. Bot. Soc. Edinburgh. 1917, N 27. P. 107–119.

Raunkier C. The lifeform of plant and statistical plant geography. Oxford, 1934. 632 p.

Regel E.L. Flora Asianensis. Moskau: Gedruoktin der Universit-Buchdruck, 1858. S. 251.

Schlechtendal D.F., Laugenthal L.E., Schrenk E. *Crassulaceae* DC. // Flora Deutschland. 1986. Aufl. 1.5. S. 3–77.

Schönland S. *Crassulaceae* DC. // Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1891. Bd. 2a. S. 23–38.

Scopoli J.A. Flora carniolica. Viennae, 1772. 448 p.

Thieme H. Über die Identität der Glucoside Rhodiolosid und Salidroside // Pharmazie. 1969. Bd. 24. S. 118–119.

Wagner A. Über das Vorkommen und die Verteilung des Gerbsstoff bei den *Crassulaceae*: Inaug.-Diss. Gottingen, 1887.

Wang S., You X.T., Wang F.P. [HPLC determination of salidroside in the roots of *Rhodiola* genus plants] // Yao Xue Xue Bao. 1992. Vol. 27, N 11. P. 849–852.

Webb D.A. *Crassulaceae* DC. // Flora Europaea. Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 350–364.

White Ph. R. Handbook of plant tissue culture. N.Y.: J. G. Cattell press. 1943. N 4. P. 791–794.

Whittaker R.H., Feeny P.P. Allelochemicals, chemical interaction between species // Science. 1971. Vol. 171. P. 757–770.

Zong Yu-ging, Lowell Karen, Jiang Ping et al. Phenolic constituents of *Rhodiola coccinea*, a Tibetan folk medicine // Planta med. 1991. T. 57, N 6. P. 589.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
-------------------	---

ВВОДНАЯ ЧАСТЬ

Глава 1. Объекты, физико-географические условия, материалы и методы исследования, терминология	6
1.1. Объекты исследования, характеристики исследованных ценопопуляций	6
1.2. Физико-географические условия районов исследования	7
1.3. Материалы и методы исследования, терминология	12
1.3.1. Онтогенетический и интродукционный методы	12
1.3.2. Анатомо-морфологический метод	13
1.3.3. Кариологический метод	15
1.3.4. Метод клонального микроразмножения в условиях <i>in vitro</i>	15
1.3.5. Иммуноферментный метод	18
1.3.6. Химические методы	18
1.3.7. Ценопопуляционные методы	20
1.3.8. Фармакологический метод	23
1.3.9. Статистические методы	23

ЧАСТЬ I

ТАКСОНОМИЯ, МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ, КАРИОЛОГИЧЕСКИЕ И ХИМИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ *RHODIOLA ROSEA* И *RHODIOLA IREMELICA*

Глава 2. Краткая история таксономического изучения рода <i>Rhodiola</i>	24
Глава 3. Сравнительные морфологические, кариологические, химические (биологически активные вещества) особенности <i>Rhodiola rosea</i> и <i>Rhodiola iremelica</i>	27
3.1. Морфологические особенности	27
3.2. Кариологические признаки	31
3.3. Химические вещества (биологически активные вещества)	32
3.4. Дифференцирующие признаки <i>Rhodiola rosea</i> и <i>R. iremelica</i>	39
Глава 4. Эволюция, миграция и ареалы видов рода <i>Rhodiola</i>	41

ЧАСТЬ II

RHODIOLA IREMELICA В ЕСТЕСТВЕННЫХ МЕСТАХ ОБИТАНИЯ

Глава 5. Экология, фитоценология	45
Глава 6. Особенности биологии	54

Глава 7. Демографические характеристики ценопопуляций	58
7.1. Численность, плотность и возрастные спектры ценопопуляций	58
7.2. Половой состав ценопопуляций	63
7.3. Оценка состояния ценопопуляций по демографическим характеристикам	66
7.4. Семенная продуктивность	68

Глава 8. Популяционная и межпопуляционная изменчивость качественных и количественных анатомо-морфологических, генетических признаков	76
---	-----------

8.1. Сравнительная анатомия листа	77
8.1.1. Изменчивость эпидермы листа	77
8.1.2. Стоматографические характеристики листа	84
8.1.3. Структура мезофилла листа	84
8.2. Изменчивость морфологических признаков вегетативных и репродуктивных органов	87
8.2.1. Изменчивость количественных признаков вегетативных и репродуктивных органов	87
8.2.2. Изменчивость качественных признаков вегетативных органов	96
8.3. Особенности адаптации <i>Rhodiola iremelica</i> к условиям обитания на анатомическом и морфологическом уровнях	99
8.4. Структура изменчивости листа	107
8.5. Изменчивость генетических признаков	115

Глава 9. Оценка жизнеспособности ценопопуляций по размерному спектру особей	117
--	------------

Глава 10. Пластичность, тактики и стратегии выживания	123
--	------------

10.1. Онтогенетические стратегии	124
10.2. Размерная и онтогенетическая пластичность	127
10.3. Стратегии выживания на организменном и популяционном уровнях	131

ЧАСТЬ III

ОСОБЕННОСТИ РОСТА И РАЗВИТИЯ *EX SITU*

Глава 11. Начальные этапы онтогенеза при интродукции	133
11.1. Латентный период	134
11.2. Прегенеративный период	137
11.2.1. Проростки	137
11.2.2. Ювенильное состояние	139
11.2.3. Иматурное состояние	142
11.2.4. Виргинильное состояние	142
11.3. Генеративный период	143
11.4. Постгенеративный период	146
11.5. Влияние предпосевной обработки семян на темпы развития особей	146
11.6. Агроприемы возделывания	150

Глава 12. Морфофизиологические особенности органогенеза, фенологические ритмы развития, аитэкология	153
--	------------

12.1. Морфофизиологические особенности органогенеза	153
12.1.1. Характеристика почек возобновления	153

12.1.2. Этапы органогенеза побегов	153
12.1.3. Динамика содержания фитогормонов	159
12.2. Антэкология	161
12.3. Фенологические ритмы развития	165
Глава 13. Клональное микроразмножение <i>in vitro</i>	167
13.1. Эксплантирование исходной ткани	168
13.2. Собственно микроразмножение	171
13.2.1. Влияние трофических и физических факторов на процесс культивирования	171
13.2.2. Морфогенетические потенции различных органов регенеративных растений, изолированных тканей и влияние на них гормональных факторов питательной среды	179
13.3. Влияние экстрактов <i>Rhodiola rosea</i> на ростовые процессы <i>R. rosea</i> и <i>R. iremelica</i> в условиях <i>in vitro</i> и <i>in vivo</i>	192
13.4. Ускорение размноженных побегов	194
13.5. Подготовка растений-регенерантов к высадке в почвенный субстрат	195
13.6. Выращивание растений-регенерантов в открытом грунте	196
13.7. Сходства и различия онтогенеза в культуре <i>in vitro</i> и <i>in vivo</i>	197
Глава 14. Сравнительная оценка сырья дикорастущих растений и растений-регенерантов <i>Rhodiola rosea</i> и <i>Rhodiola iremelica</i>	200
14.1. Химический состав	200
14.2. Первичные фармакологические эксперименты на животных	202

ЧАСТЬ IV

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ, АНТИОКСИДАНТНЫЕ И ФАРМАКОЛОГИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА

Глава 15. Антиоксидантная активность	204
Глава 16. Ингибирующий эффект салидрозида	210
Глава 17. Экологические и фармакологические свойства фенольных соединений	214
17.1. Экологические свойства фенольных соединений	214
17.2. Фармакологические и иные свойства фенольных соединений	217

ЧАСТЬ V

ВОПРОСЫ ОХРАНЫ *RHODIOLA IREMELICA*

Глава 18. Состояние охраны вида в Республике Башкортостан	220
Глава 19. Оценка состояния и природоохранной значимости ценопопуляций <i>Rhodiola iremelica</i>	223
Заключение	228
Литература	233

Научное издание

Ишмуратова Майя Мунировна

**РОДИОЛА ИРЕМЕЛЬСКАЯ
НА ЮЖНОМ УРАЛЕ**

Утверждено к печати Ученым советом
Ботанического сада-института
Уфимского научного центра
Российской академии наук

Зав. редакцией Н.А. Степанова

Редактор Г.П. Панова

Художник Е.А. Шевейко

Художественный редактор Ю.И. Духовская

Технический редактор М.К. Зарайская

Корректор З.Д. Алексеева

**В издательстве “Наука”
готовится к изданию**

Почвенные процессы и пространственно-временная организация почв / отв. ред. В.Н. Кудеяров; Ин-т физ.-хим. и биол. проблем почвоведения. – М.: Наука, 2005. – 30 л. – ISBN 5-02-033432-4 (в пер.).

Материалы сборника посвящены проблемам пространственно-временной организации и функционирования почв в связи с их эволюцией под влиянием изменений климата и хозяйственной деятельности человека. Рассмотрены закономерности вековой изменчивости почвенных свойств и процессов, состояние микробных сообществ разновозрастных почв степной зоны Восточной Европы. Оценена роль палеокриогенеза в формировании почвенного покрова Восточно-Европейской равнины и создании пространственной неоднородности свойств почв. Показаны закономерности оксидогенеза, галогенеза, карбонатобразования в различных физико-химических условиях. Рассмотрены вопросы биогеохимии тяжелых металлов в системе почва–растение. Приведены результаты использования методов математического моделирования для оценки биогеохимических циклов азота, углерода, тяжелых металлов.

Для почвоведов, аспирантов, студентов биологических факультетов.

Подписано к печати 03.03. 2006
Формат 60 × 90^{1/16}. Гарнитура Таймс
Печать офсетная
Усл.печ.л. 16,0. Усл.кр.-отт. 16,5. Уч.-изд.л. 16,5
Тираж 340 экз. Тип зак. 3149

Издательство “Наука”
117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

E-mail: secret@naukaran.ru
www.naukaran.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов
в ГУП “Типография “Наука”
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12